

Über die Embryonalentwicklung von *Taenia serrata* Goeze.

Von

C. v. Janicki.

(Aus der zoologischen Anstalt der Universität Basel.)

Mit Tafel XXXIV, XXXV und 3 Figuren im Text.

Unsre Kenntnisse von den Vorgängen in der Embryogenese der Täten werden, im eigentlichen Sinne, erst von RUDOLF LEUCKART begründet. Die Untersuchungen LEUCKARTS aus dem Jahre 1856, ausgeführt in erster Linie an *Taenia serrata*, beanspruchen besonderes Interesse, weil den in den »Blasenbandwürmern« (18) niedergelegten embryologischen Beobachtungen, ungeachtet der späteren eingehenden Darstellung des Gegenstandes vom gleichen Autor, nicht nur bloße historische Bedeutung zukommt. Es hatte nämlich manche richtige Beobachtung LEUCKARTS aus dem Jahre 1856 in der zweiten Auflage des Parasitenwerkes nicht Aufnahme gefunden, so auffallend und schwerverständlich das auch ist, und auf diese Weise erscheinen LEUCKARTS Angaben aus der Mitte der fünfziger Jahre in mancher Hinsicht vollständiger und klarer, als diejenigen aus dem Anfang der achtziger Jahre. — Im jungen Fruchthaler findet LEUCKART eine große Menge »heller runder Körperchen«, welche mit den Keimkörnern (= Keimzellen) des Ovariums übereinstimmen, nur aber meist beträchtlichere Größe besitzen (18, S. 85). Jedes dieser Körperchen ist an irgendeiner Stelle seiner Außenfläche mit einem kleinen »Körperhaufen« versehen, der sich als Produkt der Dotterstöcke zu erkennen gibt. LEUCKART bezeichnet auch geradezu den »Körperhaufen« als Dotter (18, S. 88). »Bei aufmerksamer Betrachtung und gedämpftem Lichte erblickt man schließlich auch noch einen äußerst zarten und durchsichtigen Hof, der um diese beiderlei Gebilde herumläuft und sonder Zweifel wohl von einer (eiweißartigen?) Substanz herrührt, in

welche Keimkorn und Körnerhaufen eingelegt sind. « Diese aus Keimkorn und Körnerhaufen zusammengesetzten Körperchen betrachtet LEUCKART als primitive Eier der Blasenbandwürmer. Die Veränderungen, welche das Ei durchmacht, bevor es zur Reife gelangt, »betreffen — sagt LEUCKART — keineswegs das ganze Ei, sondern nur denjenigen Teil desselben, den ich oben auf Grund seiner Abstammung aus den Keimstöcken als Keimkorn bezeichnet habe. Der Körnerhaufen beteiligt sich bei diesen Vorgängen nur insoweit, als er während derselben mit den übrigen Teilen des Eies allmählich immer mehr an Größe zunimmt« (18, S. 86). Die erste Teilung des »Keimkorns« führt zur Bildung zweier gleicher Klüftungskugeln. »Die zweite Teilung geschieht in der Regel nicht wie die erste in der Äquatorialebene, sondern höher, nach dem einen Pole zu, so daß nach ihrer Vollendung zwei größere und zwei kleinere Kugeln vorhanden sind.« »Auch in den späteren Stadien der Teilung unterscheidet man nicht selten Furchungskugeln von verschiedener Größe, doch ist der Unterschied derselben weniger konstant und auch weniger merklich.« Durch fortgesetzte Zellteilung entsteht ein rundlicher Haufen von kleinen Zellen; neben diesem Zellenhaufen »liegt immer noch die frühere körnige Masse, im wesentlichen unverändert, nur undurchsichtiger, vielleicht auch etwas grobkörniger und vergrößert« (18, S. 87). Beide Gebilde sind in eine »gemeinschaftliche helle Umhüllungsmasse« eingelagert. Am embryonalen Zellenhaufen differenziert sich eine periphere Hülle, die zur späteren Eischale wird und ein centraler Kern, aus dem der Embryo sich ausbildet (S. 90). Bei vielen Tänien gibt nach LEUCKART die Anwesenheit der hellen, eiweißartigen Umhüllungsmasse die Veranlassung zur Entwicklung einer zweiten äußeren Eihaut (S. 91). Indessen gelangt dieselbe niemals zur Erstarrung und geht mit der allmählichen Verdickung der Eischale zugrunde. — An der zu bewundernden Untersuchung LEUCKARTS war nur eine Angabe fehlerhaft gewesen: die Deutung des »Keimkornes«, von welchem alle Embryonalzellen abstammen, als Keimbläschen, — ein Irrtum, der indessen möglicherweise nur in fehlerhafter Terminologie besteht. Der gleiche Irrtum des scharfsinnigen Helminthologen wird auch in die erste Auflage des Parasitenwerkes aufgenommen. In der dort enthaltenen Darstellung der Embryonalentwicklung der Tänien — welche Darstellung sich im wesentlichen mit derjenigen in den »Blasenbandwürmern« deckt — hebt LEUCKART hervor, daß die Zellenvermehrung im Ei als ein Prozeß der »endogenen Tochterzellenbildung« »im Innern des vergrößerten Keimbläschens« aufzufassen ist (19, S. 184).

Daß die ersten Embryonalzellen nicht aus dem »Keimbläschen« ihren Ursprung nehmen, wie das LEUCKART meinte, sondern durch Teilung aus der Eizelle (*cellule germinative*) entstehen, hatte ED. VAN BENEDEN, wenn auch nicht durch direkte Beobachtung, im Jahre 1870 beim Studium der Embryogenese von *Taenia bacillaris* nachgewiesen (1, S. 53, 54). Die zwei ersten Furchungskugeln, die in einer Vitellinmasse liegen, vermehren sich nach VAN BENEDEN durch Teilung auf Kosten der nutritiven Substanz. Die Embryonalzellen differenzieren sich in eine periphere Lage von kleineren, und eine centrale Masse von größeren Zellen. Diese letzteren bilden den sechshakigen Embryo, die peripheren Zellen dagegen, die etwa in der Zahl von 24 auftreten, sind nur vergänglicher Natur und stehen mit der Konstituierung einer Embryonalhüllmembran im Zusammenhang (1, S. 57). Das reife Ei ist umgeben von einer dicken ovalen Schale, die an den Polen ihres längeren Durchmessers je ein kleines stäbchenartiges, leicht abfallendes Gebilde trägt (1, Taf. III, Fig. 17—22). Die Stäbchen sind ursprünglich während der Entwicklung viel größer, und werden von VAN BENEDEN als Organe bezeichnet, die zur Absorption der für das Ei nötigen Flüssigkeit dienen (1, S. 58). Auf die Schale folgt die Schicht der peripheren Zellen. Zwischen dieser und dem sechshakigen Embryo finden sich zwei bis drei strukturlose Membranen (1, S. 57, Taf. III, Fig. 22).

Eingehendere Untersuchungen, auf welchen hauptsächlich unsre heutige Kenntnis der Embryonalentwicklung der Tánien basiert, sind ungefähr gleichzeitig von RUD. LEUCKART, R. MONIEZ und ED. VAN BENEDEN Ende der siebziger bzw. Anfang der achtziger Jahre veröffentlicht worden. — Aus LEUCKARTS zusammenfassender Darstellung in der zweiten Auflage des Parasitenwerkes sei hier das Wesentliche wiedergegeben. Die Eier der Cestoden nehmen durch das Zusammenwirken der beiden Keimdrüsen, des Keim- und Dotterstocks, ihren Ursprung. Im Gegensatze zu den Bothriocephalen »erscheinen die weiblichen Zeugungsprodukte der Täniaden, wie sie im Endstücke des Uterus zunächst gebildet werden, als äußerst kleine rundliche Ballen mit einem fast körnerlosen hellen ‚Dotter‘ und einer nur dünnen und wenig festen Umhüllung, die bei manchen größeren Arten, z. B. *T. marginata*, gewöhnlich an dem einen Pole oder an beiden (*T. saginata*) in ein Schwänzchen sich auszieht« (20, S. 407). Es sind nicht mehr die einfachen Eierstockseier, sondern sie bestehen aus »diesen und einer dieselben umgebenden eiweißartigen Umhüllungsmasse, welche nach außen von einer zarten und durchsichtigen Haut, der primitiven Schalen-

haut, begrenzt ist« (20, S. 409). Neben dem Eierstocksei »enthält die Umhüllungsmasse bei *T. solium* und den Verwandten gewöhnlich noch einen oder zwei fettartig glänzende Körperchen, von wechselnder Größe und einem meist homogenen, bisweilen auch mehr körnigen Aussehen. SOMMER, der diese Körperchen als Nebendotterkörner bezeichnet, läßt sie bereits im Eierstock ihren Ursprung nehmen. In der Tat trifft man hier auch gelegentlich auf ähnliche, dem Protoplasmamantel aufliegende Körner, die damit aber doch wohl kaum identisch sind« (20, S. 410). Nach LEUCKARTS erneuten Untersuchungen wird die Entwicklung bei den Blasenbandwürmern durch Teilung der Eizelle eingeleitet. Es entstehen auf diese Weise vier gleich große blasse Zellen (»Dotterballen«) mit großem, bläschenförmigen Kern. Innerhalb des Eiraums sind die »Dotterballen« von einer feinkörnigen Substanz umgeben, in der gewöhnlich einige fettartig glänzende gröbere Körner sich bemerkbar machen« (20, S. 412, 413). »Späterhin differenzieren sich die Dotterzellen. Man unterscheidet größere und kleinere, die vermutlich, da erstere meist in dreifacher Zahl vorhanden sind, durch fortgesetzte Teilung aus einem der vier früheren Ballen hervorgegangen sind. Und nur diese kleineren Zellen nun sind es, die den Embryonalkörper liefern. Sie vermehren sich, ohne merklich an Größe zu verlieren und ballen sich allmählich zu einem kugeligen Haufen zusammen, neben dem dann die großen Zellen, noch größer jetzt als früher, im Innern der bloßen Schalenhaut gefunden werden« (S. 413). »In einzelnen Fällen zählt man statt dieser Zellen auch wohl vier oder fünf; es hat also den Anschein, als wenn gelegentlich noch eine der kleineren Zellen nachträglich aus der übrigen Masse sich löse und zu einer Belegzelle werde.« Die großen Belegzellen bilden eine periphere Zellschicht (äußere Eihaut), am Aufbau des Embryonalkörpers nehmen sie nicht den geringsten Anteil, vielmehr werden sie beständig außerhalb desselben und der um ihn sich bildenden Schale gefunden. Früher oder später gehen die Belegzellen zugrunde (S. 413, 414).

In einer vorläufigen Mitteilung aus dem Jahre 1877 beschreibt R. MONIEZ die ersten Entwicklungsvorgänge an den Eiern von *T. pectinata* und *T. expansa* in folgender, wenig klaren Weise. »L'œuf de ces Ténias peut facilement s'observer isolé et indépendant de toute masse nutritive. On le voit bientôt après, occupant le centre d'une sphère deutoplasmique granuleuse, dépourvue de membrane, dont il ne tarde pas à sortir pour rester simplement au contact. Par des divisions successives, il arrive à former une morula, pendant que la masse deutoplasmique, qui semble animée d'une vie propre, après avoir indiqué

en son centre un, puis deux noyaux, se partage en deux masses égales, véritables cellules, mais fortement chargées d'élément gras. Aussitôt le commencement de la division, une membrane vitelline a été formée autour de l'embryon. Les deux sphères deutoplasmiques, sans se diviser d'avantage, glissent peu à peu sur les côtés de la masse morulaire qu'elles finissent par envelopper, mais une grande partie de la matière qui les forme reste au pôle de l'œuf, d'où elles sont parties. On peut voir, pendant longtemps encore, le noyau et le nucléole de ces cellules qui ont persisté aux côtés de l'œuf. Après avoir formé, par des divisions successives, des sphérules de plus en plus petites, la morula se différencie en deux parties: l'une centrale, que, en raison de sa situation, j'appellerai endodermique; l'autre, périphérique, qui sera l'exoderme... L'exoderme... est condamné à la résorption» (25, S. 975). — Da mir die definitive Arbeit MONIEZ', worin die Entwicklung verschiedener Ténien behandelt wird (26), nicht zugänglich war, so zitiere ich die Schilderung, welche RAILLIET in seinem Lehrbuche (28) auf Grund der Untersuchungen von MONIEZ über die Embryogenese von *T. serrata* entwirft. »L'ovule du *T. serrata* ou des espèces du même type est une cellule riche en granulations vitellines. Après la fécondation, il se divise en deux masses qui restent soudées, mais dont les granulations sont inégalement réfringentes. Ces deux masses vitellines renferment dans leur intérieur un gros noyau ou mieux une véritable cellule cachée par les granulations. L'une de ces cellules paraît n'être pas employée à la formation de l'embryon. L'autre se divise en deux éléments: un premier, lui-même inactif, et un second représentant une cellule embryonnaire qui se dégage bientôt, en même temps qu'apparaît la membrane vitelline. Puis cette cellule se multiplie, et l'ensemble des éléments blastodermiques qui en dérivent constitue une sorte de morula dépourvue d'une membrane propre. Pendant ce temps, les masses vitellines diminuent sensiblement de volume: l'une d'elles tend même à se désagréger de bonne heure; toutes deux, du reste, cessent désormais de prendre part à la vie de l'embryon et n'offrent plus d'intérêt au point de vue de l'embryogénie. — La morula s'arrondit peu à peu, puis sa couche cellulaire périphérique se sépare des éléments sous-jacents, en formant (par délamination) une sorte de membrane cellulaire autour des autres cellules blastodermiques. Les éléments de cette couche délaminiée paraissent ensuite se résoudre en granules, dont les plus extérieures se soudent entre eux, deviennent plus réfringents, puis se transforment en corps très allongés: telle est l'origine de la coque de bâtonnets qui entoure l'embryon des Ténias du type *T. serrata*. Quant

aux granules intérieurs, ils se disposent en une couche persistante, dont la partie interne prend l'aspect d'une mince lame chitineuse. Enfin, en même temps que la couche de bâtonnets, on voit apparaître, dans la masse cellulaire qui constitue l'embryon, les trois paires de stylets ou crochets caractéristiques. En définitive, l'œuf du *T. serrata* se montre formé d'une mince membrane vitelline, qui renferme normalement deux masses vitellines plus ou moins épuisées, et un embryon hexacante (oncosphère) protégé par une épaisse coque de bâtonnets. Mais la membrane et les masses vitellines ne tardent pas à disparaître, et il ne reste plus que l'embryon avec sa coque, qui se présente sous l'aspect d'un corps ovoïde, brunâtre, mesurant en moyenne 38μ de long sur 33μ de large. Ce corps, auquel on donne habituellement le nom d'œuf, n'est donc en réalité, qu'un embryophore« (28, S. 217, 218).

Eine gründliche Einsicht in die Vorgänge der Embryonalentwicklung der Tänien verdanken wir ED. VAN BENEDEN (2). Seine Untersuchung bezieht sich in erster Linie auf *T. serrata*, nur ergänzend werden *T. saginata* und *T. porosa* berücksichtigt. Den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet eine Eizelle. Sie beherbergt im Innern einen runden Kern mit einem großen Nucleolus, an der Peripherie ist sie umgeben von einer wenig dicken Schicht homogenen Dentoplasmas. Die nackte Eizelle ist von einer dünnen und durchsichtigen Schale umschlossen, die sich meistens an einem oder an den beiden Polen in fadenförmige Fortsätze auszieht. In großer Zahl unter den jungen Eiern des Uterus findet VAN BENEDEN je zwei Zellen innerhalb der Eischale, von sehr verschiedenem Aussehen; die größere Zelle bezeichnet unser Autor als »globe embryogène«, die kleinere, die mit lichtbrechenden Körnern gefüllt erscheint, als »cellule granuleuse«. Die beiden Zellen deutet VAN BENEDEN als die zwei ersten Furchungskugeln (Blastomeren), die von der einfachen Eizelle abstammen. Zwar hegt VAN BENEDEN starken Zweifel, ob denn wirklich diese beiden Zellen durch Teilung einer Zelle entstanden wären, indes bleibt ihm nichts übrig, als das anzunehmen. »Tandis que le premier blastomère ressemble beaucoup au germe de l'œuf non segmenté, le second a des caractères si particuliers que l'on ne guère tenté de le considérer au début comme un globe de segmentation dérivé du germe par voie de division. Ce qui contribue à fortifier la doute, c'est que le blastomère homogène possède, à lui seul, le volume du germe primitif, et l'on croirait avoir affaire à un œuf non segmenté. Mais la présence d'un noyau cellulaire au milieu des globules réfringents démontre la nature cellulaire de la masse granuleuse, et comme il

n'existe dans l'œuf non segmenté d'autre cellule que la cellule œuf, la cellule granuleuse ne peut avoir d'autre origine que le germe lui même« (2, S. 192). Im »globe embryogène«, wie in den weiteren Teilungsprodukten, beschreibt VAN BENEDEN einen linsenförmigen Körper, der sich mit Pikrocarmin gelbbraun färbt. Diese eigentümlichen Körper scheinen sich bei der Zellvermehrung zu gleicher Zeit mit dem Kern zu teilen. »J'ignore absolument — sagt VAN BENEDEN — quelle est la signification de ces corps« (2, S. 193). Im weiteren Verlauf der Entwicklung erleidet die »cellule granuleuse« keinerlei Teilungen; sie nimmt nur an Größe zu und beladet sich immer mehr mit lichtbrechenden Körnchen. »Le globe embryogène« teilt sich in zwei Zellen, vielfach sind diese gleich groß, mitunter aber auch ungleich. Darauf findet man neben den zwei Macromeren zwei bis fünf Micromeren, die von den ersteren abstammen. Auf einem Stadium von 16 Zellen umschließt eine Kalotte, die aus der granulösen Zelle und aus nunmehr in der Dreizahl sich vorfindenden Macromeren gebildet wird, einen Haufen von kleinen Embryonalzellen. Die von den großen Zellen gelieferte Umhüllung wird von VAN BENEDEN »couche albuminogène« genannt; die Gruppe der umschlossenen Zellen — »masse embryogène«. Die Macromeren der »couche albuminogène« verlieren bald ihre Zellumgrenzung und werden inmitten einer gemeinsamen plasmatischen Masse nur an ihren großen Kernen kenntlich. Die kleinen Zellen des centralen Haufens vermehren sich rasch. Drei bis fünf peripherisch gelegene Zellen dieses letzteren, die sich durch größere Kerne auszeichnen, bilden einen Mantel um die centrale Zellenmasse, einen Mantel, der zunächst nur unvollständig bleibt und erst allmählich die innere Zellengruppe, die zur Oncosphaera wird, umschließt. Die peripheren Zellen produzieren die Chitinschale des Eies, und darum nennt VAN BENEDEN ihre Gesamtheit — »couche chitinogène«. Am sechshakigen Embryo läßt sich eine äußere und innere Lage von Zellen unterscheiden. Bei reifen Eiern geht die Albuminhülle zugrunde, und der Embryo wird nur von der starken Chitinschale umschlossen. Die »cellule granuleuse« fehlt nach VAN BENEDEN bei *T. bacillaris* und *T. porosa*. Bei diesem letzteren Bandwurm wird die Albuminhülle nur von zwei Zellen gebildet. In bezug auf Konstitution der »couche albuminogène« erscheinen *T. serrata* und *T. saginata*, welche beide die genannte Hülle aus drei Makromeren, nebst der »cellule granuleuse« aufbauen, als Übergangsglieder einerseits zu *T. porosa*, anderseits zu *T. bacillaris*, deren äußere Hülle aus zahlreichen Zellen sich zusammensetzt. Die »couche albuminogène« ist nach VAN BENEDENS Auffassung vom Jahre 1881 dem Flimmermantel der

Bothriocephalen homolog¹ und stellt — die »cellule granuleuse« inbegriffen — höchstwahrscheinlich einen Teil des Ectoderms dar (2, S. 203).

Die neuesten, mit geeigneten Präparationsmethoden ausgeführten Untersuchungen über die Embryogenese der Tänien stammen von G. SAINT-REMY; sie beziehen sich auf das Genus *Anoplocephala* (29) und auf das Genus *Taenia* (30). — Bei *A. mamillana* (*A. plicata* zeigt im wesentlichen das gleiche Verhalten) setzt sich das junge Uterinei zusammen aus einer nicht cellulären voluminösen kugeligen Masse von homogener Substanz, die indessen bei starker Vergrößerung körnigen Aufbau zeigt, ferner aus einer kleinen Zelle, die der kugeligen Masse kalottenförmig aufsitzt, alles umschlossen von einer runden, dünnen und durchsichtigen Schale. Die große kugelige Masse bezeichnet SAINT-REMY als »la masse vitelline de réserve«, die kalottenförmige Zelle als »cellule œuf« (29, S. 300). In der Nachbarschaft dieser letzteren findet man einen oder zwei Richtungskörperchen, die als einfache große Chromatinkörner erscheinen. Die Eizelle (cellule œuf) vermehrt sich durch Teilung, die entstandenen kleinen Embryonalzellen sind bestrebt, die einheitliche Dotterkugel zu halbieren. In jede der Spalthälften dieser letzteren dringt je eine, durch ihren großen Nucleolus ausgezeichnete Zelle, die nach Art der Phagocyten die Dottermasse zu zerstören und aufzusaugen hat (29, S. 306). Inzwischen verwischen sich die Grenzen der Embryonalzellen, in der Folge auch die Umrisse der zwei Dottermassen, so daß zuletzt eine gemeinsame plasmatische Grundlage mit eingestreuten Dotterresten übrig bleibt, welche 3 Arten von Kernen enthält: 1) zwei große Kerne, mit ansehnlichen Nucleolen und spärlichen Chromatinkörnchen; es sind das Kerne der zwei Zellen, die in die Dottermasse eingedrungen sind; 2) drei kleinere Kerne von charakteristischem Aussehen; 3) eine mehr central gelegene Gruppe von etwa 25 kleinen Kernen (»noyaux embryonnaires«), deren Zellen den Embryo aufbauen. Die zuerst genannten zwei Kerne mit reichlichem Protoplasma bilden die umfangreiche äußere embryonale Hülle; sie verstärkt die an ihrer Peripherie befindliche ursprünglich dünne Eischale und geht später zugrunde. Diese äußere Hülle erinnert an die Hüllmembran der Bothriocephalen und entspricht der »couche albuminogène« VAN BENEDENS. Die drei kleineren Kerne mit dem zugehörigen Plasma konstituieren die innere Embryonalhülle, die sich allmählich zum »birnförmigen Apparat« umgestaltet. — Eine »cellule granuleuse« fehlt nach SAINT-REMY in der Embryogenie von *Anoplocephala*.

¹ Die Vorgänge während der Entwicklung des Bothriocephaleneies waren zu jener Zeit noch nicht genauer bekannt.

Aus dem Genus *Taenia* hatte SAINT-REMY den klassischen Vertreter für embryologische Untersuchungen — *T. serrata* — gewählt. Das jüngste, von SAINT-REMY beobachtete Entwicklungsstadium setzt sich aus zwei sehr ungleichartigen Elementen zusammen: 1) aus einer größeren runden Zelle, die zum überwiegenden Teil von einer centralen Dottermasse erfüllt wird und einen kleinen, chromatinreichen Kern an der Peripherie beherbergt, sowie 2) aus einer kleineren Zelle mit spärlichem, netzförmig verteilten Protoplasma und kleinem Kern (30, S. 147, Taf. I, Fig. 1 u. 2). Diese beiden Bestandteile des Eies sind nicht von einer Schale umschlossen; eine solche entsteht erst auf einem späteren Entwicklungsstadium (30, S. 147, 149). Das größere Element des Eies bezeichnet SAINT-REMY als »cellule vitellophage« und identifiziert dasselbe mit dem »globe embryogène« VAN BENEDENS, das zweite, protoplasmaarme Element nennt SAINT-REMY »cellule embryonnaire principale«. Über das Zustandekommen der beiden genannten Bestandteile des Eies ist SAINT-REMY nicht imstande Beobachtungen anzuführen; er macht indessen folgende Annahme. Wenn man voraussetzt, daß der Ausgangspunkt der Entwicklung bei *Taenia* derselbe wäre wie bei *Anoplocephala*, d. h. daß das Ei aus einer kleinen Eizelle und einer großen nicht cellulären Dotterkugel aufgebaut worden wäre, alsdann hätte die erste Furchung der Eizelle zwei Zellelemente ergeben, von denen das eine in die Dotterkugel eindringen würde und diese letztere unter stetem Wachstum von eigenem Protoplasma umgeben hätte. Auf diese Weise könnte nach SAINT-REMY das jüngste von ihm beobachtete Stadium des Uterineies konstituiert werden. Die »cellule vitellophage« teilt sich in zwei Zellen, jede mit einem großen Kern und linsenförmigen Dotter versehen. — Später erleidet eines der Teilprodukte eine nochmalige Teilung, so daß im ganzen drei große Zellen als Derivate der »cellule vitellophage« resultieren. Die »cellule embryonnaire principale« scheint in zwei Zellen sich zu teilen. Eine von diesen letzteren wächst immer mehr und beladet sich mit lichtbrechenden Körnern, die bei der Präparation verschwinden und nur ein lockeres plasmatisches Gefüge übrig lassen; diese Zelle ist die »cellule granuleuse« VAN BENEDENS, sie teilt sich nicht weiter. Die zweite Zelle erleidet wiederholte Teilungen, aus der Gruppe der so gebildeten kleinen Zellen lösen sich drei los, unwachsen unter Verlust der Zellgrenzen die centrale, embryokonstituierende Zellmasse und bilden so die innere Embryonalhülle (»couche chitinogène« VAN BENEDENS). Auch die drei »cellules vitellophages« verlieren ihre Umgrenzung und geben, zusammen mit der »cellule granuleuse« die äußere Embryonal-

hülle ab («couche albuminogène» VAN BENEDENS). Die Chitinschale wird immer stärker auf Kosten der drei Zellen der inneren Hülle, die zuletzt aufgebraucht werden. Schließlich gehen auch die zelligen Elemente der äußeren Hülle zugrunde. —

Für gültige Unterstützung mit Literatur sowie für sonstige Förderung meiner Arbeit bin ich Herrn Prof. FR. ZSCHOKKE in Basel zu herzlichem Dank verpflichtet. Auch Herr Prof. B. GRASSI in Rom hatte die Freundlichkeit, mich auf einige weniger bekannte Arbeiten aufmerksam zu machen und mir dieselben zu verschaffen, wofür ich ihm bestens danke.

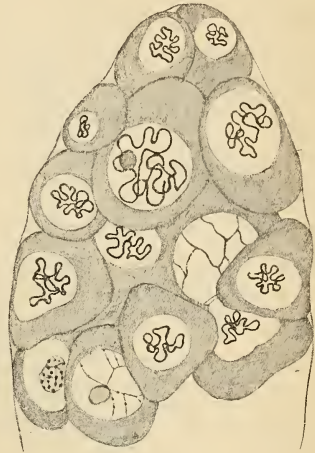
Die vorliegende Untersuchung ist beinahe ausschließlich an Schnittpräparaten (10 μ Dicke) von *T. serrata* ausgeführt worden. Bei der Kleinheit der Eier und in Anbetracht ihrer massenhaften Ansammlung in jedem Uterus liegt genügende Garantie vor, daß der gewonnene Einblick in die Entwicklungsvorgänge trotz der einseitigen, aber bedeutende Vorteile bietenden Präparationsmethode ein vollständiger ist. Nur in wenigen Fällen habe ich zur Rekonstruktion der Bilder aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten gegriffen. Freilich sind die typischen Schnitte, die durch glückliche Schnittführung sei es alle Zellelemente treffen, sei es die fehlenden in erkennbarer Weise andeuten, auf späteren Entwicklungsstadien selten, und nach ihnen muß mit Geduld gesucht werden. — Die besten Präparate erlangte ich mit der Konservierung in FLEMMINGScher Flüssigkeit und Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD. Sublimatgemische sind für Tänien nicht im gleichen Grade geeignet¹.

Über die Bildung der Oocyten im Keimstock bemerke ich folgendes. Ausgesprochene Teilungsfiguren habe ich im Ovarium niemals beobachtet. Dagegen zeigen die Oocyten des jungen Keimstocks, sowie auch einzelne Oocyten des bereits funktionierenden Keimstocks mit großer Regelmäßigkeit Knäuelfiguren in ihren Kernen (vgl. Textfig. 1). Die weiblichen Keimzellen dieses Stadiums sind kleiner als die Oocyten I. Ordnung (Eigroßmutterzellen), und im Verhältnis zu diesen letzteren plasmareicher; ihr Plasma nimmt ziemlich starke bläuliche Färbung mit Hämatoxylin an. Der große Nucleus mit hellem, durchsichtigen Kernsaft befindet sich in deutlichem Spiremstadium; man findet

¹ Umgekehrt verhielt es sich mit den dickschaligen Eiern der Bothriocéphalen, wo nach meinen Erfahrungen an *Triaenophorus* gerade Sublimatlösungen den Osmiumgemischen vorzuziehen sind.

Bilder mit lockerem, über den ganzen Kernraum verteilten Chromatinfaden bis zum einseitig gelagerten dichten Spirem, wie ein solches das sog. Synapsisstadium kennzeichnet. Die Kerne weisen zunächst noch keinen Nucleolus auf, indes beginnt dieser noch vor dem Verschwinden des Spirems sich zu konsolidieren (Textfig. 1). — Die Abwesenheit unverkennbarer Mitosen würde die Keimelemente des jungen Keimstocks als in der Wachstumsphase befindlich charakterisieren. Die Keimphase wäre alsdann sehr frühzeitig und schnell zum Abschluß gelangt, denn, auch in Ovarien, die noch weit vom Funktionszustand entfernt sind, wurden keine typischen Teilungsbilder angetroffen.

Analoges Verhalten, d. h. das Fehlen der Mitosen im Ovarium, fand R. GOLDSCHMIDT bei *Zoogonus mirus*, einem digenetischen Trematoden (11, S. 610). Die jüngsten Zellen im Keimstock dieses Wurmes werden stets im Spiremstadium angetroffen. Dieses hat aber nach GOLDSCHMIDT mit der Teilung der Zelle nichts zu tun. Vielmehr setzt GOLDSCHMIDT das Spirem mit Stoffwechselfvorgängen in Beziehung: während des Spirems finde eine Sonderung des somatischen und propagatorischen Kernanteils statt, mit Beendigung des Spirem-



Textfig. 1.

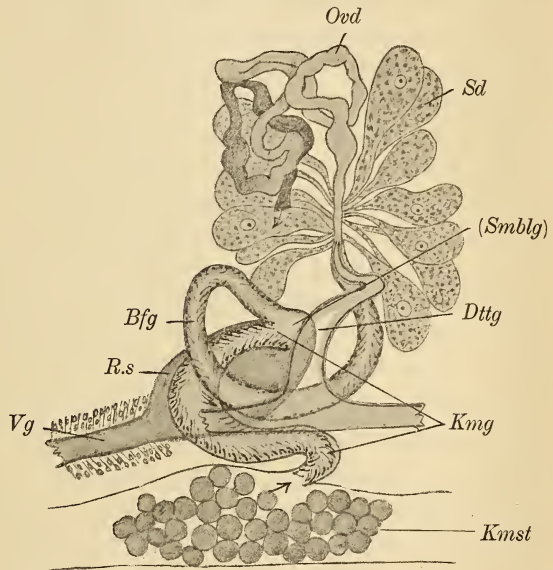
Endteil eines in Funktion begriffenen Keimstockschlauches. Aus einem Querschnitt. Vergr. 1350.

stadiums wird das Trophochromatin aus dem Kern ausgeschwitzt und erscheint später als Dotterkern im Cytoplasma verdichtet (11, S. 635—637). Auch MATTIESEN erblickt bei den Dendrocoelen keinen Zusammenhang zwischen dem Synapsisstadium und dem Teilungsvorgang (24). Nach diesem Autor scheint es sich um eine Erscheinung zu handeln, »die das Zusammenschließen des Chromatins zu langen Fäden begleitet und augenscheinlich fördert« (24, S. 288); die Synapsis bezweckt »sozusagen ein Umgießen des Chromatins in eine neue Form« (S. 292). Demgegenüber ist HÄCKER geneigt, die Spiremstadien, die sich in übereinstimmender Weise in den Ovarien zahlreicher Tierformen vorfinden, tatsächlich mit der Teilung in Zusammenhang zu bringen. Nach der Besprechung der Eibildungsvorgänge im Ovarium von *Canthocamptus* sagt dieser Autor: »Daß man in

den Keimpolstern so gut wie nie ausgesprochene Teilungsfiguren zu sehen bekommt, hängt, wie bei verschiedenen andern Zellvermehrungsvorgängen, offenbar damit zusammen, daß die Teilungen aller Kerne periodisch und mehr oder weniger gleichzeitig vor sich gehen und im übrigen einen sehr raschen Verlauf nehmen« (12, S. 98). — Das mächtige Täniadenovarium könnte ich mir als nur die Wachstumszone vorstellend sehr gut denken; schwieriger scheint sich die gleiche Annahme mit dem relativ kleinen und zellenarmen Keimstock eines digenetischen Trematoden zu vereinen. So hatte denn auch Looss bei *Amphistomum subclavatum* die Keimphase im reifen Ovarium festgestellt (21, S. 151, 152), und ebenso findet SCHUBMANN bei *Fasciola hepatica* ein »in lebhafter Teilung befindliches Keimepithel, das fortgesetzt junge Oocyten entstehen läßt« (33, S. 573). — Aus meiner eignen Untersuchung ergeben sich keine neuen Anhaltspunkte, um die strittige Frage in dem einen oder andern Sinn zu entscheiden. Tatsache ist übrigens, daß der »Dotterkern« erst mit dem Auftreten des Ruhekerns im Cytoplasma zum Vorschein kommt.

Ihre Wachstumsperiode schließt die weibliche Keimzelle im Keimstock ab. Die ausgewachsene Oocyte I. Ordnung (= Eigroßmutterzelle) erscheint in mehr oder weniger runder Gestalt, mit einem Durchmesser von 0,016 mm (Taf. XXXIV, Fig. 1a und b). Ihr großer, bläschenförmiger, scharfumgrenzter Kern von hellem durchsichtigen Aussehen ist mit einem zarten schwach färbbaren Kerngerüst ausgestattet, sowie mit spärlichen wandständigen Körnchen, welche nicht die volle Chromatinfärbung aufweisen. Ein mäßig tingierbarer, großer Nucleolus, vielfach mit einer kleinen Vacuole versehen, nimmt excentrische Lage im Kern ein. Es hat wenig Anschein, daß der Nucleolus in dem vorliegenden Fall chromatinhaltig sein sollte. Im homogenen Plasma der Oocyte hebt sich die Substanz des »Dotterkernes« ab (Fig. 1a u. b, »Dtk«); bald ist sie zu einem einzigen sichelförmigen Gebilde verdichtet, bald erscheint sie in Form von etwa zwei runden Körnern, in andern Fällen wiederum tritt der Dotterkern nicht scharf individualisiert hervor, und seine bei genannter Behandlung gelbliche Substanz bildet dann einen mehr oder weniger gut ausgeprägten Mantel um das Keimbläschen herum. Die Masse des »Dotterkernes« nimmt mit der Wanderung der Eizelle von den blinden Keimstockschläuchen zum Mittelstück des Ovariums (*Kmst* in Textfig. 2), von woher die Keimzellen in dem Keimgang (*Kmg*) entleert werden, merklich, wenn auch nicht bedeutend zu. Gleichzeitig tritt die Ähnlichkeit der Materie des »Dotterkernes« mit dem echten Dotter, wie er im Dotterstock produziert wird, immer mehr

vor die Augen. Ursprünglich war ich geneigt die Substanz des »Dotterkerns« als ein Zellprodukt eigener Art zu betrachten, wenn ich auch gezweifelt habe, daß dieselbe zum Chromidialapparat in Beziehung zu setzen wäre (vgl. 16, S. 764). Gegenwärtig zögere ich nicht zuzugestehen, daß der »Dotterkern« nichts andres als echte Dottersubstanz ist, dieselbe, die innerhalb der Zellen des Dotterstocks produziert wird. Der Besitz der befruchteten Eizelle an Dottermaterial stammt demnach, um der weiteren Schilderung voranzugreifen, aus zwei Quellen her: der eine Teil des Dotters ist Bildungsprodukt der Oocyte selbst, der andre hingegen wird in den Dotterzellen des Dotterstocks vorbereitet. In der Tatsache, daß ein und dieselbe Substanz in Zellen zweier verschiedener Organe produziert wird, dürfte nach unsern Vorstellungen von der Natur des Dotterstocks — als umgewandelten Keimstocks — nichts unerklärliches vorliegen. — In der Auffassung des »Dotterkerns« bei *T. serrata* nehme ich somit einen von den Erwartungen GOLDSCHMIDTS durchaus abweichenden Standpunkt ein. — Die Oocyte des Keimstocks ist von keiner Dotterhaut umschlossen, somit nackt, wie das auch für Eizellen von *Mesostomum ehrenbergi*, *Polystomum integerrimum*, *Gyrodactylus elegans*, *Fasciola hepatica* und wohl auch *Zoogonus mirus* bekannt ist. — Neben den typischen großen Oocyten findet man im Keimstock viel kleinere Zellen, mit dichter zusammengeballtem Spirem. Ich glaube nicht, daß diese Zellen als Abortiveier zu deuten wären, vielmehr betrachte ich dieselben als echte Oocyten, die in erster Linie aus Rummangel in ihrer Wachstumsphase eine Hem-



Textfig. 2.

Zusammenhang der weiblichen Geschlechtsgänge. Kombiniertes Querschnitt. *Bfg*, Befruchtungsgang; *Dttg*, Dottergang; *Kmg*, Keimgang; *Kms*, Keimstock; *Ovd*, Oviduct; *R.s*, Receptaculum seminis; *Sd*, Schalendrüse; (*Smblg*), Samenblasengang; *Vg*, Vagina. Vergr. 198.

Erwartungen GOLDSCHMIDTS durchaus abweichenden Standpunkt ein. — Die Oocyte des Keimstocks ist von keiner Dotterhaut umschlossen, somit nackt, wie das auch für Eizellen von *Mesostomum ehrenbergi*, *Polystomum integerrimum*, *Gyrodactylus elegans*, *Fasciola hepatica* und wohl auch *Zoogonus mirus* bekannt ist. — Neben den typischen großen Oocyten findet man im Keimstock viel kleinere Zellen, mit dichter zusammengeballtem Spirem. Ich glaube nicht, daß diese Zellen als Abortiveier zu deuten wären, vielmehr betrachte ich dieselben als echte Oocyten, die in erster Linie aus Rummangel in ihrer Wachstumsphase eine Hem-

mung erfahren haben. Damit stimmt es auch, daß im älteren Keimstock, der sich schon einer großen Anzahl von Eiern entledigt hatte, die kleineren Zellen nur selten erscheinen oder gänzlich fehlen.

Auf ihrer Wanderung vom Keimstock (Textfig. 2, S. 697, *Kmst*) durch die Schalendrüse (*Sd*) in den Oviduct (*Ovd*) und weiterhin in den Anfangsteil des Uterus erleidet die Oocyte folgende Veränderungen: 1) sie trifft im Befruchtungsgang (*Bfg*) mit Sperma zusammen und wird befruchtet, oder richtiger ausgedrückt besamt; 2) unmittelbar beim Eintritt in die Schalendrüse schließt sich der Oocyte eine vom Dottergang (*Dttg*) herkommende Dotterzelle an und gibt sofort an die erstere ihre Dottermasse ab; 3) der Komplex der beiden Zellen wird beim Durchgang durch die Schalendrüse von einer Eischale umschlossen. — Wenn ich auch über das Verhalten des Spermatozoons im Ei weiter unten einige Angaben machen kann, so war es mir nicht möglich, den Moment des Eindringens des Spermatozoons in die Oocyte zu beobachten. Indes muß dieser Vorgang, mit sehr großer Wahrscheinlichkeit, im Befruchtungsgang sich abspielen, zum mindesten auf keinen Fall später, weil nach Passieren der Schalendrüse bereits ein beschaltes Ei vorliegt. Einzelne Eier gelangen zwar in das Receptaculum seminis, doch ist das nicht die Regel. Aus dem Keimgang (*Kmg*) kommen nämlich die Eier direkt in den Befruchtungsgang (*Bfg*). Das Receptaculum seminis mündet mittels eines ganz außerordentlich kurzen, in der Textfig. 2 nicht zur Geltung gelangenden Samenblasenganges in den Befruchtungskanal (bei *Smbtg*), der somit das Sperma empfängt. — Die im Dotterstock produzierten Dotterzellen sind Elemente von runder Gestalt mit 0,007 mm Durchmesser (Taf. XXXIV, Fig. 2). Sie beherbergen einen kleinen, regelmäßig runden, an der Peripherie gelegenen Kern, dessen stark färbbares Chromatin mit großer Konstanz im Centrum in Form von wenigen groben Körnern zusammengeballt ist und so vielfach das Aussehen eines chromatischen Nucleolus vortäuscht. An den charakteristischen Merkmalen dieses Kernes ist die Dotterzelle immer und überall als solche mit Leichtigkeit zu erkennen. Das Protoplasma der Zelle ist äußerst spärlich, es bildet, abgesehen von der äußeren Umgrenzung, nur noch ein schwaches, mitunter kaum sichtbares Anastomosenwerk. In vielen Fällen, wenn auch nicht überall, liegt dem Kerne eine kleine abgegrenzte, etwa linsenförmige homogene Masse (Plasmamasse?), die sich bläulich färbt, an (vgl. z. B. Taf. XXXIV, Fig. 3a, 3b, 5c, 7a, 7b, 7c usw.). Den Hauptbestandteil der Zelle, worin auch ihre funktionelle Bedeutung liegt, macht die große Dotterkugel aus (Fig. 2 *Dtt*); die Dottermasse erscheint durchaus homogen, sie wird mit

der FLEMMINGSchen Lösung gelbbraun gefärbt, den Farbstoff nimmt sie nicht an. Ähnliche Gestaltung der reifen Dotterzelle habe ich bei *Davainea celebensis* beschrieben (14, p. 282, Fig. 13) und auch bei andern Tänien beobachtet. — Eine solche Dotterzelle nun legt sich beim Durchgang durch die Schalendrüse an eine Eizelle an, gibt an diese letztere ihre Dottermasse ab und bleibt an der Eizelle angeschmiegt liegen (Fig. 3a und 3b). Die Aneinanderlegung der beiden Zellen sowie die Übergabe des Dotters vollzieht sich außerordentlich schnell. Bis zum Eintritt in den Komplex der Schalendrüsen bleiben ja Keimgang und Dottergang getrennt (vgl. Textfig. 2, *Kmg*, *Dttg*). Erst innerhalb der Schalendrüse (*Sd*) treffen die Elemente des Keim- und Dotterstocks zusammen, und auf der kurzen Strecke des Schalendrüsendurchbruchs vollzieht sich ihre Vereinigung. Bei dem raschen Verlauf des Vorgangs und der zusammengedrängten Lage der Geschlechtsgänge war es mir nicht möglich, die Anlagerung der Zellen und die Dotterübergabe direkt zu beobachten. Die Schnelligkeit des Prozesses läßt, glaube ich, darauf schließen, daß der Dotter im geformten, und nicht im gelösten Zustande transportiert wird, im Gegensatz zu dem später zu schildern- den Verhalten der Dottermasse bei der Furchung der Eizelle. Wie früher in der Dotterzelle, so liegt nunmehr die Dottermasse in der Oocyte I. Ordnung, freilich in einer größeren Qualität, weil sie sich mit dem genuinen in der Eizelle selbst erzeugten Dotter vereinigt hatte. Die Gesamtheit des Dottermaterials erscheint meist in ovaler bis nierenförmiger Gestalt (Fig. 3a und b, *Dtt*), doch wird gelegentlich auch weniger regelmäßige Verteilung des Dotters innerhalb der Oocyte beobachtet. — Ebenso rasch, und wohl kaum der Beobachtung zugänglich, vollzieht sich das Umschließen des Eies von der Eischale (Taf. XXXIV, Fig. 3b). Diese ist auf einmal da und erscheint als ein äußerst dünnes, gelblich-durchsichtiges, strukturloses Häutchen. Wegen dieser Eigenschaften ist die Schale an Uterineiern meistens nicht zu sehen (Fig. 3a), wenn sie wohl auch niemals in Wirklichkeit fehlen dürfte. Ich habe allen Grund anzunehmen, daß die Eischale Secretprodukt der Schalendrüsenzellen ist. Sicher ist sie nicht etwa Bildungsprodukt der angelagerten Dotterzelle; diese letztere liegt nur einem kleinen Teil der Peripherie der Oocyte an, und ein Umwachsen der Eizelle von der Dotterzelle, wie das GOLDSCHMIDT für die zwei Dotterzellen des *Zoogonus*-Eies beschreibt (11, S. 612), kommt bei *Taenia serrata* niemals vor.

Somit setzt sich das Oviductei von *T. serrata* aus folgenden Bestandteilen zusammen: 1) aus der besamten, aber noch nicht gereiften

und nicht befruchteten Oocyte I. Ordnung (= Eigrößmutterzelle), welche die zum Teil aus dem Dotterstock herstammende Dottermasse in sich führt; 2) aus der im Dotterstock produzierten Dotterzelle, die sich ihres Dotters entledigt hatte, und 3) aus der Eischale. Das Spermatozoon blieb in diesen jungen Eiern, solange sie sich nicht zur Reifungsphase anschickten, unsichtbar. Dagegen können ein bis zwei große, sehr intensiv färbare Chromatinkörner (Chromidien?) im Cytoplasma auftreten (Fig. 3a); mit Sperma haben sie sicher nichts zu tun, über ihre Entstehung und Bedeutung kann ich leider nichts berichten. — Die Dotterzelle hat mit der Abgabe der Dottermasse an die Eizelle ihre wesentliche Funktion ausgespielt. Trotzdem bleibt sie, ohne sich zu teilen, während der ganzen Embryogenese erhalten, zunächst der Eizelle bzw. deren ersten Derivaten angeschmiegt, später wird sie unter unwesentlicher Änderung ihrer Form- und Größenverhältnisse passiv in die Bildung der äußeren embryonalen Hüllmembran miteinbezogen, sie ist aber nicht die Bildnerin dieser Membran, wie sie denn überhaupt, um es zu wiederholen, keinerlei Bauelemente weder an den Embryo noch an die Hüllen abgibt¹.

Mit Ausnahme von R. LEUCKARTS älteren Angaben in den »Blasenbandwürmern« ist die dargestellte Konstituierung des Tänieneies bis in die neueste Zeit hinein nicht richtig erkannt worden. Es ist gewiß ein eigentümliches Schicksal, daß die trotz ihrer Unvollständigkeit im wesentlichen der Wahrheit entsprechenden Beobachtungen LEUCKARTS aus dem Jahre 1856 später von ihrem scharfsinnigen Urheber selbst wenig beachtet geblieben, und noch mehr, daß die mit neuen und neuesten Präparationsmethoden aufgenommenen Untersuchungen VAN BENEDENS (1881) und SAINT-REMY'S (1901) an dem mit einfachsten Mitteln bereits Erkannten vorbeigegangen sind und die Lösung zum Teil auf komplizierten Umwegen suchten. Das primitive Ei von *T. serrata* setzt sich nach LEUCKART (1856), wie schon in der Einleitung dargetan worden ist, aus einem »Keimkorn« (= Eizelle) und einem »Körnerhaufen« (= Dotterzelle) zusammen; LEUCKART wußte es, daß das erstere Element aus dem Keimstock, das letztere aus dem Dotterstock ab-

¹ Daß die Dotterzelle sich nicht teile, ist sicher festgestellte Regel. Das Bild in Fig. 8a, wo zwei Dotterzellen dem Ei anliegen, könnte dennoch möglicherweise auf eine Teilung der Dotterzelle zurückzuführen sein. In einem solchen Ausnahmefall würde eben die Dotterzelle zwei gleiche, passiv sich verhaltende und die Embryogenese in keiner Weise beeinflussende Zellen liefern. — Dotterzellen mit mehreren, offenbar durch Teilung entstandenen Kernen (3, 8) habe ich gleichfalls als Ausnahme beobachtet.

stammt; ferner wußte schon LEUCKART, daß nur das »Keimkorn« durch fortgesetzte Teilung den Embryo bilde, der »Körnerhaufen« hingegen ungeteilt bleibt. Allerdings war die Übergabe des Dotters an die Eizelle LEUCKART nicht bekannt. Die von LEUCKART gegebene Abbildung des jungen Uterineies entspricht in ihren wesentlichen Zügen vollkommen meiner Fig. 3 a und b, und hatte vollkommen richtige Deutung gefunden. Die große Beobachtungsgabe des berühmten Helminthologen wird durch das vorliegende Beispiel wieder offenbar. Unbegreiflicher Weise sind, wie bereits erwähnt, die späteren Angaben LEUCKARTS über den gleichen Gegenstand in der II. Auflage des Parasitenwerkes viel unbestimmter gehalten; da »erscheinen die weiblichen Zeugungsprodukte der Täniaden . . . als äußerst kleine rundliche Ballen mit einem fast körnerlosen, hellen ‚Dotter‘ und einer nur dünnen und wenig festen Umhüllung«. . . Auch die von LEUCKART in der II. Auflage der »Parasiten« gegebenen Zeichnungen der Eier von *T. serrata* stehen an Richtigkeit den älteren Bildern aus den »Blasenbandwürmern« nach. — Die Darstellung der Embryogenese der *T. serrata* nach MONIEZ deckt sich, was die ersten Entwicklungsstadien anbetrifft, nicht mit dem wirklichen Geschehen. — VAN BENEDEN begeht in seiner schönen und verdienstvollen Untersuchung den einen Fehler, den übrigens auch MONIEZ macht, daß er das Ei von *T. serrata* aus einer einzigen Zelle zusammengesetzt sein läßt, und infolge dessen sich gezwungen sieht, die Dotterzelle (= »cellule granuleuse«) als durch Teilung der Eizelle entstanden zu erklären. — Die komplizierten Voraussetzungen SAINT-REMY'S, die in der historischen Einleitung besprochen worden sind, entfernen sich vom wirklichen Sachverhalt am meisten, und sollen hier übergangen werden. Da die Darstellung SAINT-REMY'S betreffs Zusammensetzung des Täniadeneies und der ersten Entwicklungsvorgänge an demselben auf Untersuchung von *Anoplocephala mamillana* sich gründet, so wollte ich das von mir an *T. serrata* Beobachtete auch an Vertretern der Anoplocephalinen nachprüfen. Bei *Anoplocephala spec.* aus *Arvicola arvalis*, bei *Bertia rigida* und bei *Schizotaenia hagmanni* habe ich die gleiche Konstituierung des Eies wie bei *T. serrata* gefunden. Das Ei setzt sich zusammen aus einer relativ großen Eizelle und aus einer winzigen Dotterzelle, die der ersteren kalottenförmig aufliegt. Das Ei entspricht in wesentlichen Zügen vollkommen dem von SAINT-REMY für *Anoplocephala mamillana* gegebenen Bild (29, Pl. VII, Fig. 1, 2); nur, daß das große kugelige Gebilde, welches von SAINT-REMY als »masse vitelline volumineuse« bezeichnet wird, die Eizelle darstellt, die kleine kalottenförmige Zelle hingegen, von SAINT-REMY »la cellule œuf très petite« genannt, eben

die Dotterzelle ist. Ein Homologon der »cellule granuleuse« der *T. serrata* fehlt somit nicht in der Embryogenese von *Anoplocephala*, wie das SAINT-REMY bei Gelegenheit des Vergleichs der Embryonalentwicklung von *Taenia* und *Anoplocephala* hervorhebt (30, S. 153). Dagegen scheint die Dotterzelle (= »cellule granuleuse«) bei der Entwicklung von *Anoplocephala* nicht so lange oder nicht in so deutlicher Form zu persistieren, wie das an den Eiern von *T. serrata* sich konstatieren läßt.

Wie aus der historischen Darstellung ersichtlich, kommt das Verdienst, die Zusammensetzung des Täniadeneies in wesentlichen Zügen richtig erkannt zu haben, RUD. LEUCKART, meinem unvergeßlichen Lehrer, zu. Indessen möchte ich bei dieser Gelegenheit nicht verschweigen, daß meine eigne Einsicht in den Aufbau des Tänieneies völlig unabhängig von LEUCKARTS Beobachtung gewonnen worden ist. Bei der Abfassung meiner vorläufigen Mitteilung über die Embryonalentwicklung von *T. serrata* (16) waren mir LEUCKARTS Befunde in den »Blasenbandwürmern« nicht bekannt, aus dem einfachen Grunde, daß ich in der billigen Erwartung befangen war, alles Richtige und Überdauernde der LEUCKARTSchen früheren Studien in der II. Auflage des Parasitenwerkes niedergelegt zu finden.

Nicht überflüssig dürfte es sein, darauf hinzuweisen, daß eine der oben beschriebenen durchaus analoge Zusammensetzung des Eies sich auch bei den Distomeen vorfinden kann, so nach den Untersuchungen von Looss bei *Syncoelium ragazzii* Setti. Hier wird bei der Bildung der Eier einer Eizelle »nur eine einzige Dotterzelle beigegeben (22, Taf. XXX, Fig. 67), und diese Dotterzelle scheint außerdem, während der Entwicklung des Embryonalkörpers, ziemlich lange intakt zu bleiben, während sonst die Dotterzellen gewöhnlich sehr früh schon aufgelöst werden und zerfallen« (22, S. 735, 736). Die Eizelle ist, wie bei *T. serrata* durch den Besitz einer großen ovalen Dottermasse, Looss sagt »Dotterkern«, ausgezeichnet. Den Dotterkern scheint Looss als genuinen Besitz der Eizelle aufzufassen (S. 735). Ferner bemerkt Looss, daß die winzige Dotterzelle zur Entwicklung des Embryonalkörpers kaum etwas beisteuern kann (S. 736).

Das dargestellte Aussehen der Dotterzelle bezieht sich auf normalen Zustand, den ich übereinstimmend in einer großen Anzahl von untersuchten Proglottiden vorgefunden habe. Am lebenden Objekt beobachtet, dürfte die Dotterzelle jene lichtbrechenden Körnerhaufen enthalten, von denen die früheren Autoren von LEUCKART bis SAINT-REMY berichten. Leider habe ich keine Gelegenheit gehabt, frisches Material

zu untersuchen, denn ich war darum besorgt, von dem nicht allzu reichlichen Vorrat keine Stadien von der Konservierung und genaueren Untersuchung auszuschließen. Am konservierten und zu Schnitten präparierten Material waren im normalen Zustand keine Körner in der Dotterzelle zu beobachten. SAINT-REMY berichtet, daß die Körner bei der Präparation verschwinden, sich auflösen, und seine Zeichnungen lassen auch in der »cellule granuleuse« keine groben Granulationen erkennen. Wenn auf VAN BENEDENS Präparaten überall die lichtbrechenden Körner in der »cellule granuleuse« zu sehen sind, so rührt es daher, daß dieser Autor, wie aus den Angaben seiner Methoden zu entnehmen ist, den Gebrauch von Xylol und ähnlichen Flüssigkeiten vermieden hatte. So werden meine Bilder zu erklären sein, und wenn auch in der erwähnten Hinsicht die angewandte Methode das natürliche Aussehen der Zelle entstellt, so wird doch dieser Nachteil durch scharfes Hervortreten anderer wichtigerer Elemente reichlich aufgewogen. — Als Ausnahme läßt sich ein atypisches Verhalten der Dotterzelle beobachten, das ich nur in wenigen Proglottiden vorgefunden habe. Die Dotterzelle ist dann mit einer großen Anzahl von ansehnlichen Körnern, die stark dunkelbraun auf den Präparaten gefärbt erscheinen, gefüllt (Fig. 4a u. b). Die Körner liegen meistens so dicht beieinander, daß sie den Kern der Zelle verdecken. Die Färbung der Körner ist bedeutend viel dunkler, als diejenige des normalen Dotters. Außerdem fehlt der echte Dotter in dergestalt abnormen Eiern nicht (Fig. 4b), wenn er auch nicht immer so deutlich wie sonst zum Vorschein kommt (Fig. 4a). Soweit ich beurteilen kann, nimmt der ganze Uterusinhalt einer Proglottis diesen abnormen Charakter an. Die Eizelle verhält sich in den genannten atypischen Fällen in zweierlei Weise: entweder entwickelt sie sich nicht und zeigt alle Anzeichen der beginnenden Degeneration bis zum Zerfall, oder aber geht die Entwicklung durchaus normal vor sich, und einzig das abweichende Aussehen der Dotterzelle läßt die Abstammung des Produktes von abnormen Eiern erkennen. Was den erstgenannten Fall anbetrifft, so weisen die Eizellen kein Keimbläschen auf (Fig. 4a und b), welches sonst, mag auch eine Anzahl von Eiern sich zur Reifung oder Teilung anschicken, immer an zahlreichen Eizellen zu beobachten ist. Im homogenen, dunkler als sonst gebräunten Plasma, das vielfach eine helle periphere Schicht und eine dunkle centrale Masse erkennen läßt, liegen einige stark färbare Chromatinbrocken und häufig auch Dottermassen. Der zweite Fall, der die normale Entwicklung trotz der abnorm körnerreichen Dotterzelle betrifft, ist z. B. auf Taf. XXXV, Fig. 19 dargestellt.

Nachdem das junge besamte Ei (Oocyte I. Ordnung) den Oviduct verlassen hatte und in den Uterus gelangt ist, spielen sich an ihm die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge ab. Ich habe die genannten Erscheinungen nicht in erschöpfender Weise studiert, auch ist die Untersuchung wegen der Kleinheit des Objekts mit einigen Schwierigkeiten verknüpft. Meines Wissens liegen aber über Reifung und Befruchtung des Cestodeneies noch keine Angaben vor, und so werden wohl die nachfolgenden Mitteilungen trotz ihres fragmentären Charakters nicht unwillkommen sein. — Mit dem Eintritt in die Reifungsphase wird das Spermatozoon im Cytoplasma der Oocyte sichtbar. Das Samenkörperchen oder eigentlich seine chromatische Substanz, muß stark gewachsen sein, denn jetzt erscheint das Spermatozoon als ein großer chromatischer Faden von wechselnder Gestalt und Dicke (Taf. XXXIV, Fig. 5a, b, c, d ♂). Spermastrahlung habe ich nicht beobachtet. In Form eines langen Fadens, des Spermaachsenstranges, sahen das Samenkörperchen im Ei: BRESSLAU bei *Mesostomum ehrenbergi* (5, Taf. XIV, Fig. 1, 2 und 6) und *M. lingua* (Taf. XIX, Fig. 65), ferner SCHUBMANN bei *Fasciola hepatica* (33, Taf. XXXIX, Fig. 20, 23) und GOLDSCHMIDT bei *Zoogonus mirus* (11, Taf. XXXVI, Fig. 6, 7 und 8); im letztgenannten Fall kann sich der Spermafaden spiralg aufrollen. Das Keimbläschen verliert die scharf umschriebene Begrenzung, und es findet in ihm die Ausbildung von Chromosomen statt (Fig. 5a, b, c, d ♀). Die Fig. 5a dürfte die jüngste Phase dieses Stadiums darstellen; die Chromosomen sind hier noch nicht zur vollen Individualisierung gelangt, und der Kernraum erscheint von kleinen wenig färbbaren Körnchen erfüllt. Später schreitet die Auflösung des homogenen, durchsichtigen Kernraums unter Ausbildung von Chromosomen fort, bis diese letzteren zuletzt frei im Cytoplasma zu liegen kommen. Es fällt sehr schwer die Chromosomen zu zählen. Vielfach liegen dieselben so nahe beieinander, daß sie sich gegenseitig berühren und verdecken, und somit bei ihrer Zählung der Willkür ein ziemlich weiter Spielraum offen steht. Immerhin haben die Zahlen 13—15 die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Beobachtet wurden verschiedene Zahlen, von 6—16. Die Chromosomen erscheinen auf dem vorliegenden Stadium als sehr stark tingierbare Kügelchen von wechselnder Größe und nehmen die centrale Partie des in Auflösung begriffenen Keimbläschens ein. Der Dotter, der bis dahin in Form eines ovalen oder nierenförmigen Ballens neben dem ruhenden Kern in der Oocyte gelegen hat, nimmt eine eigentümliche Gruppierung um das sich auflösende Keimbläschen herum (Fig. 5a, b, c, Dtt), um zuletzt in zwei Ballen bzw. Gruppen von solchen verteilt zu

werden (Fig. 5 *d*). An der noch deutlich erkennbaren Grenze zwischen dem Keimbläschen und dem Cytoplasma treten in dünner Schicht Ansammlungen von feinsten Chromatinkörnchen auf, die gleichsam auf der Oberfläche des Kernraums »ausgeschwitzt« erscheinen (Fig. 5 *b*, *c*). Sie sind jedenfalls dem Chromidialapparat zuzurechnen. — Das geschilderte Stadium muß von längerer Dauer sein, weil es von mir vielfach angetroffen worden ist.

Weniger deutlich und offenbar von sehr raschem Verlauf ist der Vorgang der I. Richtungsteilung. Ich zähle die Bilder Fig. 6 *a*, *b* und *c* hierher, wenn ich auch namentlich für 6 *a* und *b* nicht die absolute Garantie habe, daß es sich dabei wirklich um die Bildung des I. Richtungskörperchens handelt. Beachtenswert erscheint die symmetrische Anordnung der zwei Dottermassen in bezug auf die Achse der Richtungsspindel (Fig. 6 *b* und *c*, *Dtt*). Doch ist die Dottersubstanz weniger scharf umgrenzt, als das vor Eintritt in die Reifungsphase der Fall war, in Fig. 6 *a* ist der Dotter nicht sichtbar. Es scheint somit, daß mit der Bildung der I. Richtungsspindel die Auflösung der Dottermasse in der Oocyte einhergeht. Die sphärischen Centrosomen fallen durch ihren bedeutenden Durchmesser auf. Sie sind von gleicher Größe, und der Befund in Fig. 6 *a* kann wohl nicht im gegenteiligen Sinne verwertet werden. Eine schwache Strahlung habe ich nur einmal gesehen (Fig. 6 *c*). Die Chromosomen treten in so verschiedener Gestalt und Anordnung auf, daß sich kaum etwas Allgemeingültiges von ihnen berichten läßt. Das Spermatozoon war nur in einem Fall sichtbar (Fig. 6 *c* ♂ [?]), falls diese Deutung überhaupt richtig ist. Vielleicht ist auch das große Chromatinkorn in Fig. 6 *a* (?) hierher zu zählen, wenigstens erscheint der Spermakern auf einzelnen Stadien im Ei von *Fasciola hepatica* nach SCHUBMANN in ähnlicher Gestalt (33, Taf. XXXIV Fig. 28, 30, *m*). Die oben erwähnten »ausgeschwitzten« Chromatinkörnchen können in linearer Anordnung im Cytoplasma auftreten (Fig. 6 *c* [?]), so daß sie fast wie Stäbchen aussehen. Dieselben dürften wohl mit den »stark färbbaren Stäben« zu vergleichen sein, die GOLDSCHMIDT in den Eiern von *Zoogonus mirus* beschreibt (11, S. 611) und abbildet (Taf. XXXVI, Fig. 5, 7, 11 *St*). Allerdings, daß diese Stäbe durch Aneinanderlagerung von Körnchen zustande kommen sollten, wird bei GOLDSCHMIDT nicht erwähnt und ist auch aus den Zeichnungen nicht zu entnehmen. — Das Cytoplasma kann außerdem noch gröbere und feinere Chromatinkörnchen führen; die feinen Körnchen lassen in Fig. 6 *b* eine Gruppierung um die Dotterballen herum erkennen. — Die Abschnürung des I. Richtungskörperchens selbst habe ich niemals beob-

achtet. Der fertige I. Richtungskörper liegt außerhalb der Oocyte, stets in der Nähe der Dotterzelle, und besteht aus wenigen Chromatinbrocken, die bald einzeln zu erkennen sind, bald zu einer unregelmäßigen Masse zusammengeballt erscheinen und von einem spärlichen, farblosen, nicht immer sichtbaren Plasmamantel umschlossen werden (Fig. 7 a—f, 9 a und b, *Rk. I*). Die beiden Richtungskörperchen sind sehr verschieden in ihrem Aussehen, was ein genügend zuverlässiges Merkmal zum Erkennen der aufeinanderfolgenden Stadien des Reifungsprozesses abgibt.

Wenn das Ei sich zur Bildung der II. Richtungsspindel anschickt, erscheinen die zwei Dottermassen in symmetrischer Anordnung wieder (Fig. 7 a, b, c, d, *Dtt*). Im Gegensatz zu manchen andern Plathelminthen durchzieht die Richtungsspindel, wie auch bei der Bildung der I. Polocyte, nicht das ganze Ei. Über den Modus des eigentlichen Reduktionsvorgangs kann ich leider nichts berichten. Inzwischen hat sich das Spermatozoon zum Spermakern mit individualisierten Chromosomen umgebildet und ist meistens im reifenden Ei deutlich sichtbar (Fig. 7, a, b, d, e, ♂). Diese Umbildung zeigt Übereinstimmung mit dem gleichen Vorgang bei *Polystomum integerrimum* und *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. GOLDSCHMIDT, 8, Taf. XXII, Fig. 15; BRESSLAU, 5, Taf. XIV, Fig. 4). Ein besonderes Kennlichwerden der Austrittsstelle der Richtungskörperchen, wie das MATTIESEN für die Eier der Süßwasserdendrocoelen beschreibt (24, S. 300, 302), habe ich an der Oocyte nicht beobachtet. Wenig verständlich sind mir Bilder wie Fig. 7 f. Ich denke, daß dieses Stadium sich auf die Bildung der II. Polocyte bezieht und wollte dasselbe nicht außer acht lassen, um auf den Reichtum an chromatischen Elementen, der auch auf späteren Stadien zum Vorschein kommt, hinzuweisen. Jedes Chromatinkorn ist von einem schmalen hellen Hof umgeben. — Das fertig abgeschnürte II. Richtungskörperchen erscheint als eine winzige Zelle, die, wie das I., immer in der Nähe der Dotterzelle ihre Lage nimmt. Bald läßt sich in der kleinen Zelle ein bläschenförmiger Kern erkennen, bald nicht. Charakteristisch ist es, daß das Chromatin in der Regel viel spärlicher auftritt, als im I. Richtungskörper. Die Chromatinmasse findet sich, sei es im Kern, sei es im Plasma der Polocyte, vorwiegend in Form von feinen Körnchen verteilt, welches Merkmal gleichfalls das II. Richtungskörperchen vom I. leicht unterscheiden läßt (vgl. Fig. 8, g, h, Fig. 9 a, b, *Rk. II*). — Während bei *Taenia serrata* wie bei *Polystomum* und *Zoogonus* nach GOLDSCHMIDT (8, S. 401, 410, 11, S. 612, 613, 623), bei *Fasciola* nach SCHUBMANN (33, S. 587) und HENNEGUY (13, S. 1238), sowie bei *Gyrodactylus* nach KATHARINER (17, S. 528) das Ei erst nach dem Eindringen des Spermatozoons sich

zur Reifungsteilung anschießt, wird in den Eiern von Süßwasserdendrocölen nach MATTIESEN die erste Richtungsspindel schon im Ovarium angelegt, und auf dem Zustande der I. Richtungsspindel verharren die Eier bis zu ihrem Austritt aus dem Ovarium und der damit verbundenen Befruchtung (24, S. 292, 293).

Nunmehr folgt die Ausbildung des männlichen und weiblichen Vorkernes. Wir haben den männlichen und weiblichen Kern im Zustande der Auflösung in individualisierte Chromosomen verlassen (Fig. 7 e ♂, ♀). Diese Kerne restituieren sich nun zu ruhenden bläschenförmigen Vorkernen (Fig. 8 a—h, ♂, ♀ *Prncl*). Ich denke, daß an diesem Vorgang kein Zweifel sein kann; analoge Restitution des männlichen und weiblichen Vorkernes findet sich ja auch bei den verwandten Trematoden, so bei *Fasciola hepatica* nach SCHUBMANN (33, Taf. XXXIV, Fig. 32, 33) und HENNEGUY (13, S. 1238), sowie bei *Zoogonus mirus* nach GOLDSCHMIDT (11, Taf. XXXVII, Fig. 27), sie fehlt freilich bei *Polystomum integerrimum*, eine Zwischenstufe gewissermaßen in der Rekonstruktion der Pronuclei zeigen die Eier der Süßwasserdendrocölen nach MATTIESEN (24, Taf. XI, Fig. 36, 47 a). Zunächst treten bei unserm Objekt die Chromosomen in den beiden sich bildenden Vorkernen schärfer voneinander gesondert als je zuvor auf (Fig. 8 b), um die Chromosomengruppen herum beginnt sich ein heller Kernraum im Cytoplasma zu differenzieren (Fig. 8 c), der an Größe immer zunimmt (Fig. 8 d). Jetzt tritt der zu Ende der II. Richtungsteilung zum zweitenmal aufgelöste Dotter wieder im Cytoplasma zum Vorschein (Fig. 8 d, e), indem er, ähnlich wie zu Beginn der Reifungsphase um den weiblichen Kern, bzw. um beide Kerne herum, in sichelförmiger Anordnung sich gruppiert. Doch scheint das Auftreten des Dotters mit den übrigen Vorgängen in der Eizelle nicht immer den gleichen Schritt zu halten (vgl. Fig. 8 f, g). Inzwischen schreitet die Konsolidierung der Kernbläschen fort. Die Chromosomen strecken sich in die Länge, in jedem Kern erscheint ein Nucleolus, und die Kerne können als im Übergang zur Spirembildung begriffen bezeichnet werden (Fig. 8 f). Die bläschenförmigen Pronuclei nehmen an Umfang zu, das Chromatin, dem Ruhestadium entsprechend, wird immer weniger sichtbar, bis zuletzt Kerne vorliegen, die sich nur wenig von dem Keimbläschen der Oocyte I. Ordnung unterscheiden (Fig. 8 g, h). Auch der Dotter nimmt die von jenem Stadium her bekannte Gestalt an (Fig. 8 h, *Dtt*).

Die beiden Richtungskörperchen sind sehr vergängliche Gebilde. Schon in den ersten Furchungsstadien des Eies sind dieselben in der Regel nicht mehr zu sehen. Das gleiche Verhalten gibt GOLDSCHMIDT

für *Zoogonus mirus* an (11, S. 617), und SCHUBMANN hat bei *Fasciola hepatica* die Richtungskörperchen überhaupt nur selten gesehen; auch MATTIESEN erwähnt die Vergänglichkeit der Polkörperchen am *Planariaei* (24, S. 303).

Der eigentliche Vorgang der Befruchtung scheint sich in der Weise abzuspielden, daß die zwei bläschenförmigen Vorkerne zu einem einzigen ruhenden Copulations- bzw. Furchungskern verschmelzen (Fig. 9 a, b, *Kopf*). Den Prozeß der Verschmelzung selbst habe ich nicht gesehen, und so möchte ich nicht die absolute Garantie für richtige Deutung der Fig. 9 a und b übernehmen, und das namentlich in Anbetracht des Umstandes, daß die Bildung eines solchen ruhenden Copulationskernes im Tierreich verhältnismäßig selten ist. Diese Erscheinung fehlt z. B. bei den verwandten Trematoden, wie bei *Zoogonus mirus*, bei *Fasciola hepatica* und bei *Polystomum integerrimum*. Andererseits kommt es freilich nach MATTIESEN bei den Süßwasserendocölen zur Bildung eines einheitlichen, scharf konturierten Furchungskernes (24, S. 307, Taf. XI, Fig. 38 b). Desgleichen soll bei *Gyrodactylus* nach KATHARINER in der Regel ein bläschenförmiger, wenn auch stark gelappter Furchungskern durch Verschmelzung von Ei- und Samenkern gebildet werden (17, S. 528). Auch glaube ich, daß das in Fig. 10 a dargestellte Verhalten des Kernes, welches ich als Auflösung des Copulationskernes zum Zweck der Bildung der I. Furchungsspindel auffasse, meine Deutung vom Zustandekommen eines ruhenden Furchungskernes zu bestätigen geeignet ist.

An der ersten Furchungsspindel ist die achromatische Figur nur selten zu sehen (Fig. 10 d). Strahlung wurde von mir nicht beobachtet. Sehr deutlich hingegen treten die großen, runden Centrosomen auf, die übrigens nicht immer von gleichem Durchmesser erscheinen (Fig. 10 b, c, d). Sie zeigen große Ähnlichkeit mit den von GOLDSCHMIDT bei *Polystomum* beobachteten Centriolen, wenn auch die Centriolen, die GOLDSCHMIDT in einigen Fällen feststellen konnte, bei meinem Objekt nicht sichtbar waren. Auffällig groß erscheinen die stabförmigen Chromosomen in Fig. 10 e (die Centrosomen sind in diesem Falle nicht zu sehen). Außer den unverkennbaren, regelmäßig angeordneten Chromosomen sind im Ei mehr oder weniger zahlreiche, bald außerordentlich große, bald kleine chromatische Elemente sichtbar, die zum Chromidialapparat zuzurechnen wären (Fig. 10 a—e). Leider bin ich nicht imstande, über die Entstehung dieser Chromidien etwas Bestimmtes auszusagen. Auf Fig. 10 a und b hat es den Anschein, als ob feine Chromatinkörnchen an der Oberfläche des sich zur Teilung anschickenden

Kernes aus diesem letzteren ausgeschieden worden wären; Fig. 10 *e* legt die Möglichkeit nahe, daß Chromatinbrocken an den Enden der Chromosomen abgeschnürt werden. — Die Richtung der Spindelachse scheint in gewisser Abhängigkeit von der Lagerung der Dotterzelle an der Eizelle zu stehen (Fig. 10 *c* und *d*). Die erste Furchung ist eine äquale, und die entstandenen zwei Blastomeren gleichen vollkommen in ihrem Aussehen, ja beinahe auch in der Größe, der Oocyte I. Ordnung (Fig. 11 *A, B*). Der Dotter, der während des Klüftungsprozesses im Protoplasma aufgelöst war (Fig. 10 *a—e*), tritt wieder in Form der charakteristischen ovalen Körper auf (Fig. 11 *Dtt*). Große Chromatinkörner im Protoplasma sind in der Ein- bzw. Zweizahl vorhanden.

Die beiden Blastomeren schicken sich ungefähr gleichzeitig zur zweiten Teilung an, wobei der Dotter wiederum im Plasma aufgelöst wird und unsichtbar bleibt (Fig. 12). Die Teilung ist eine inäquale, und es resultieren zwei Micromeren neben zwei Macromeren (Fig. 13 1, 2, *A, B*). Die letzteren gleichen den zwei ersten Blastomeren, die Micromeren sind mit ziemlich reichlichem Plasma ausgestattet, sowie mit einem runden, fein verteiltes Chromatin führenden Kern. Die Micromeren werden nach dem von der Dotterzelle eingenommenen Pole des Eies zu abgeschnürt. — Wie schon erwähnt, wußte LEUCKART im Jahre 1856 richtig — im Gegensatz zur irrtümlichen Angabe in der zweiten Auflage des Parasitenwerkes —, daß durch den zweiten Teilungsschritt zwei kleine Zellen gebildet werden.

Die Macromeren treten in eine neue Teilungsphase ein (Fig. 14), die wiederum zwei kleine Zellen hervorbringt (Fig. 15, 16). Nur die Macromeren behalten den Dotter in charakteristischer Gestalt; sobald die Zelle zur völligen Ruhe kommt, wird in ihr das Dotterkorn sichtbar (Fig. 16 *B, Dtt*). In den Micromeren läßt sich auch während der Kernruhe kein Dotter beobachten.

Weitere Bildung von Micromeren von den großen Zellen *A* und *B* aus habe ich nicht beobachtet, ich will aber damit nicht mit Bestimmtheit sagen, daß sie nicht geschieht. Unterdessen teilen sich einzelne Micromeren ihrerseits (Fig. 15, 16), und so sieht man z. B. in Fig. 17 fünf stattliche Micromeren neben der immer vorhandenen Dotterzelle und den zwei Macromeren liegen.

Jetzt erleidet eine der zwei großen Furchungszellen eine äquale Teilung, so daß drei Macromeren resultieren (Fig. 18 *A, B, C*). Welche der zwei ursprünglichen Blastomeren geteilt wird, kann ich nicht angeben. Die drei Macromeren sind nicht alle untereinander gleich; die eine (*A*) ist größer als die zwei andern; wahrscheinlich wird die größere

Zelle eben die nicht geteilte sein. Die verschiedene Größe der drei Zellen drückt sich in den zunächst folgenden Stadien auch in der Größe der zugehörigen Kerne aus (Fig. 19, 20 *A*). Das Aussehen der drei Kerne ist von nun an so charakteristisch, daß dieselben unter der Masse der Embryonalzellen immer sofort in die Augen fallen (Fig. 19—24 *A, B, C*). Der helle durchsichtige Kernraum birgt einen großen, gut tingierbaren Nucleolus und nur spärliche wandständige Chromatinkörnchen; ein Kerngerüst ist nur in seltensten Fällen angedeutet. — Die drei Macromeren, welche die großen Kerne beherbergen, verlieren bald ihre Umrisse und bilden eine Art Syncytium (Fig. 20 *A, B, C*). Die größte Zelle scheint in dieser Auflösung voranzugehen (Fig. 18 *A*). Außer an ihren Kernen bleiben indessen die drei Macromeren an der ovalen bzw. linsenförmigen Dottermasse kenntlich, die meistens in der Nähe des Nucleus gelegen ist und bis in die späteren Stadien sich erhalten kann (Fig. 19—22 *Dtt*). Frühzeitig schon ist die periphere Lage der drei großen Zellen um den Haufen der Embryonalzellen herum deutlich erkennbar (Fig. 18, 19, 20 *A, B, C*). Sie sind auch tatsächlich bestimmt die äußere plasmatische Embryonalhülle des Eies (*»couche albuminogène«* VAN BENEDENS) zu bilden (Fig. 21, 22, 23, 24 *A, B, C*). Sie mögen als Zellen der äußeren Hülle bezeichnet werden. Dieses vergängliche Embryonalgebilde hat sicher nutritive Funktionen gegenüber der jungen Wurmanlage zu erfüllen. Die zwei, später drei Macromeren führen ja anscheinend die Hauptmasse des Dottermaterials mit, und geben dasselbe offenbar successive in centripetaler Richtung an den im lebhaften Aufbau begriffenen Embryo ab.

Die Zahl der Micromeren vermehrt sich stetig. Von einem Stadium an, das zwischen dem in Fig. 18 dargestellten und demjenigen von Fig. 19 etwa in der Mitte liegt, geschieht diese Vermehrung sicher nur durch Teilung der Micromeren und nicht durch Abschnürung kleiner Zellen von den drei Macromeren. Ich habe diese letzteren in der in Rede stehenden Entwicklungsphase niemals in Teilung begriffen beobachtet. Nachdem die Zahl der Micromeren eine bedeutende Zunahme erfahren hatte, lassen sich unter ihnen zwei Arten von Zellen unterscheiden. Das wird durch die Fig. 20 veranschaulicht, wo 15 Micromeren eingezeichnet sind, im ganzen kommen diesem Stadium etwa 18 kleine Zellen zu. Man bemerkt drei größere Micromeren, mit hellerem, chromatinarmen Kern und einem großen Nucleolus (1[*a*], 2[*b*], 3[*c*]). Die übrigen Micromeren, in überwiegender Anzahl (4—15), führen einen chromatinreichen Kern und lassen in der Regel keinen Nucleolus erkennen. Die zunächst erwähnten, später in der Zahl von drei bis fünf auftretenden größeren

Micromeren, geben die Grundlage für die innere embryonale Hülle ab (»couche chitinogène« VAN BENEDENS), welche in der Folge die Absonderung der Chitinschale um den Embryo übernimmt. Wie die Zellen der äußeren Hülle, so verlieren auch die wenigen zu Hüllzellen differenzierten Micromeren ihre Zellkonturen und bilden eine gemeinsame plasmatische Masse um den Embryo herum (Fig. 21); in dieser Plasmamasse liegen ihre großen chromatinarmen Kerne (*a*, *b*, *c*, *d*). Weiterhin konsolidiert sich dieses plasmatische Syncytium zu einem dichten, stärker färbbaren Mantel von ovoider Gestalt (Fig. 22, 23, 24), die eingeschlossenen großen Kerne machen die sphärische Krümmung des sie beherbergenden Plasmamantels mit, was bei Betrachtung der geeigneten Präparate ein hübsches Bild gewährt (so z. B. läßt sich diese sphärische Krümmung an den zwei Kernen *a* und *b* in Fig. 23 in Wirklichkeit beobachten, in der Zeichnung allerdings ist dieses Verhalten kaum wiederzugeben). — Die Dotterzelle, die inzwischen an Größe bedeutend zugenommen hatte, liegt immer nach außen von der inneren Hülle, meist in der Plasmamasse der äußeren Hülle eingebettet (Fig. 22—24 *Dttz*). Der Inhalt der Dotterzelle weist häufig eine deutlich wabige Struktur auf (Fig. 21, 24, 26), der Kern deutet auf beginnende Degeneration hin (Fig. 23—26).

Während dieser Vorgänge hatte sich die Masse der kleineren Zellen innerhalb der beiden Hüllen zum ovalen Körper der *Oncosphaera* zusammengruppiert (Fig. 21 u. flg.). Über den Bau des Embryos kann ich leider nur sehr wenig aussagen, und hoffe bei anderer Gelegenheit in die Zusammensetzung der *Täniadenoncosphaera* tiefer eindringen zu können. Die Zellen der *Oncosphaera* erscheinen meistens alle von gleicher Beschaffenheit, oder eigentlich gilt das für die kleinen, runden, chromatinreichen Kerne, weil Zellgrenzen nicht sichtbar sind. Charakteristisch für die kleinen Nuclei ist die Verteilung des Chromatins in wenigen (zwei bis drei) der Peripherie angeschmiegtten Körnern. In manchen Fällen lassen sich an deutlich verschiedener Färbbarkeit zwei Arten von Zellen auseinanderhalten, die die verschiedenen Pole des Embryo einnehmen (vgl. Fig. 26). Mitunter heben sich aus der Masse von gleichartigen Kernen wenige größere Kerne mit hellem Kernsaft und großem Nucleolus ab (Fig. 26). So würden in der *Oncosphaera* der Fig. 26 drei Arten von Zellen vorliegen. Diese dreierlei Zellen werden wohl mit den von DE VINCENTIIS in seiner sehr sorgfältig ausgeführten Untersuchung der Eier von *T. saginata* unterschiedenen »cellule cefaliche«, »cellule caudali« und »cellule intermedie« (6, S. 53) übereinstimmen. Die sechs Häkchen erscheinen am Embryo sehr frühzeitig,

doch bleiben sie an Präparaten, die in Kanadabalsam eingeschlossen sind, sehr schwer sichtbar, und sind auch darum auf den Fig. 21—26 nicht eingezeichnet. Eine deutliche Sonderung der Zellen der *Oncosphaera* in eine äußere und innere Schicht, wie sie VAN BENEDEN beschreibt und abbildet (2, S. 198, 199, Fig. 23, 25, 26), konnte ich nicht beobachten. Auch läßt sich eine solche Sonderung aus den Abbildungen SAINT-REMY'S nicht entnehmen. Die zarte Cuticula des Embryo hebt sich mitunter vom Körper dieses letzteren ab (Fig. 26). Dieses Häutchen war schon LEUCKART (20, S. 414) und DE VINCENTIIS (6, S. 58) am Täniadenei bekannt.

Die innere plasmatische Hülle übernimmt, wie das schon LEUCKART im Jahre 1856 wußte, die Bildung der Chitinschale des Eies. Die erste Andeutung dieses Vorgangs gibt sich kund im Auftreten von lichtbrechenden Körnchen in regelmäßigen Abständen an der Oberfläche der Plasmahülle (Fig. 24; bei gewisser Einstellung erscheinen die Körnchen dunkel, so sind sie auch in der Figur eingezeichnet). Diese Granula werden in übereinstimmender Weise von SAINT-REMY abgebildet (30, Pl. I, Fig. 13, 14). Dieser Autor spricht von »petits granules réfringents, d'aspect chitineux, qui s'épaissent peu à peu. Ils se forment aux dépens de la substance de l'enveloppe interne. . . Ces corpuscules ne sont pas isolées les uns des autres, mais unis par une substance moins réfringente et par suite difficile à voir: ils forment avec elles une lame résistante, et ne se dissocient pas lorsqu'on la déchire par pression« (30, S. 152). VAN BENEDEN beschreibt die in Rede stehenden Körnchen als »petits cylindres juxtaposés« und bildet auch dieselben als schwarze Vierecke ab (2, S. 199, Fig. 27, 28). Die zwei Figuren VAN BENEDENS scheinen mir indessen in bezug auf die genannten körnchenartigen Gebilde schematisiert zu sein. — Auch LEUCKART hatte schon im Jahre 1856 die Körnchen als »kleine Höckerchen« beobachtet (18, S. 94).

Die Einzelheiten in dem successiven Aufbau der Chitinschale habe ich nicht verfolgen können. Nach außen von der plasmatischen Hülle (»couche chitinogène«) findet man eine in die Dicke wachsende helle Chitinschale (Fig. 25), die erst im reifen Ei die typische Radiärstreifung mit Deutlichkeit erkennen läßt. Gleichzeitig wird die innere plasmatische Hülle selbst, die früher homogenes, saftiges Aussehen besaß, durch Auftreten von Körnchen und Vacuolen in einer auf Degeneration hindeutenden Weise umgeändert. Nach LEUCKART wachsen die »kleinen Höckerchen« in die Länge (in radialer Richtung) und liefern so die »Stäbchen«, welche die Chitinschale zusammensetzen (18, S. 94). Auch

VAN BENEDEEN berichtet: »ces petits cylindres s'allongent suivant leur grand axe et l'enveloppe chitineux gagne d'autant en épaisseur« (2, S. 199). SAINT-REMY läßt die Körnchen unter Wachstum sich vereinigen; daraus entsteht nur die begrenzende, äußere dichte Schicht der Schale. Die darunter liegende plasmatische Hülle wandelt sich nach diesem Autor in die Hauptchitinmasse der homogenen Schale um; die innere Fläche der Schale ist nach SAINT-REMY mit chitinigen Auszackungen besetzt (30, S. 152, Pl. I, Fig. 15, 16). Diese letztere Beobachtung kann ich nicht bestätigen.

Die Chitinschale des reifen Eies, dessen größerer Durchmesser 0,035 mm beträgt, erscheint am Totalpräparat bei mäßig starker Vergrößerung im optischen Schnitt als eine homogene helle Masse mit deutlich ausgeprägter radiärer Struktur. Auf Schnitten sieht man die Radiärstreifung nur in der inneren Schicht der Schale (Fig. 26); die äußere Schicht zeigt fein granuliertes Aussehen. Die Oberfläche der Eischale ist äußerst zierlich skulpturiert. In der Aufsicht, bei starker Vergrößerung, erkennt man auf der Schale winzige polygonale Felderung; jedes Feld ist mit feinen, stark lichtbrechenden Pünktchen besetzt (Fig. 27 a). Behandelt man das Ei mit Kalilauge und drückt auf das Deckgläschen, so beginnt die Schale zu zerfallen, und alsdann überzeugt man sich, daß jedes polygonale Feld der Oberfläche die Basis eines keilförmigen chitinigen Körpers, genauer gesagt, einer Pyramide bildet (Fig. 27 b). Durch dichtes Aneinanderlagern der Pyramiden entsteht die einheitliche Schale; die Radiärstreifung wird durch Lichtbrechung an den radialen Flächen der Pyramiden hervorgerufen. Diese letzteren selbst sind nicht radiär gestreift; ihre innere (centripetale) Hälfte erscheint vollkommen homogen, die äußere Hälfte führt die bei der Aufsicht erkennbaren lichtbrechenden Pünktchen. Eine distinkte äußere Lamelle an der Eiperipherie ist nicht nachweisbar, wenn auch die pyramidenförmigen Körper gerade an der Begrenzungslinie des Eies den festesten Zusammenhang miteinander aufweisen (Fig. 27 b)¹.

Die Zusammensetzung der Chitinschale aus getrennten radialen Elementen hatte LEUCKART in den »Blasenbandwürmern« gestützt auf die Untersuchung der *T. serrata* erkannt. »Die Eier unsrer Bandwürmer besitzen demnach auf der Außenfläche ihrer Schale eine große Menge von senkrecht stehenden starren Stäbchen oder Haaren« (18, S. 93).

¹ Über die Einwirkung von Verdauungssäften auf die Schale der Tanieneier haben DE VINCENTIIS (6) und DRAGO (7) interessante Untersuchungen angestellt, auf die hiermit verwiesen sei.

Der Ausdruck »Stäbchenbesatz«, der auch im Parasitenwerk wieder-
kommt, scheint mir allerdings wenig glücklich gewählt. — VAN BENEDEN
unterscheidet an der Chitinschale eine »lamelle extérieure« und »la
couche des bâtonnets cylindriques«. »La lamelle extérieure de l'en-
veloppe chitineuse est formée d'une matière molle et homogène. On
peut s'en assurer en examinant des œufs vivants. On observe assez
fréquemment des boursouflures de cette lamelle superficielle« (2, S. 200).
Wie gesagt, habe ich an meinen Präparaten eine solche Lamelle nicht
beobachtet. — In einer sehr ausführlichen, aber wenig klaren Weise
behandelt DE VINCENTIIS die Frage nach der Zusammensetzung der
Schale des reifen Eies von *T. saginata* (6). Nach diesem Autor »l'ele-
mento costitutivo della membrana (=guscio) non è un bastoncino
semplice, nè un prisma; ma un cordone continuo rientrante« (6, S. 45):
Die Eischale setze sich zusammen aus einem kontinuierlichen unzählige
Male geschlungenen Faden, in der Art, daß je zwei radial gestellte
Schenkel einer etwa stimgabelförmigen Schlinge dem »Stäbchen«
der Helminthologen entsprechen (6, S. 45). Die dermaßen gebaute
Eischale stütze sich auf einer nach innen zu gelegenen Membran mit
doppelten Konturen (6, S. 50). — Die Darstellung DE VINCENTIIS, die
durch schematische Figuren illustriert wird (6, Taf. III, Fig. 17—20),
kann ich nach meiner Untersuchung der Eier von *T. serrata* nicht be-
stätigen.

Wenn das Ei sich dem reifen Zustand nähert, unterliegen die beiden
plasmatischen Hüllen der Degeneration. In Fig. 26 sind von der inneren
Hülle, die ja ihre Rolle schon ausgespielt hatte, nur spärliche, stark
färbare, flockig-körnige Überreste an der Innenfläche der dicken
Chitinschale vorhanden. Länger erhält sich, in dünner Schicht, das
Plasma der äußeren Hülle, bald mit den großen Kernen, bald nur mit
den Nucleolen derselben. Sehr ausdauernd erweist sich die Dotterzelle
(Fig. 26 *Dttz*). — Die außerhalb der Chitinschale gelegenen plasmatischen
Elemente dürften wohl erst durch Fäulnis, nachdem das Ei ins Freie
gelangt ist, vollständig zerstört werden. Ich habe wenigstens dieselben
bis in die letzten mir vorliegenden reifen Glieder der Strobila beob-
achtet.

Die Embryogenese der Cestoden hatte in den letzten Jahren wieder
an aktuellem Interesse gewonnen, und zwar veranlaßt durch erneute
Fragestellung, die sich aus den entwicklungsgeschichtlichen Studien an
Trematoden und Turbellarien ergab. Im Jahre 1902 führte R. GOLD-
SCHMIDT an den Eiern von *Zoogonus mirus* den Nachweis, daß an jede

Eizelle, noch im unreifen Zustand, sich zwei im rudimentären Dotterstock gebildete Zellen anlegen, welche die Eizelle umwachsen und so die für Distomeenentwicklung charakteristische Hüllmembran bilden (9, S. 873, 874). Die Eier von *Zoogonus* sind nach GOLDSCHMIDT schalenlos. Durch E. BRESSLAU ist im Jahre 1904 analoge Herkunft der Hüllmembran in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* bekannt geworden. Auch hier schließt sich eine Anzahl von Dotterzellen unter Abplattung und Ausbreitung in einer Hüllhaut zusammen, welche letztere somit keinen Bestandteil des Eies bzw. des Embryos darstellt (5, S. 234, 235). Bei *Mesostomum lingua* und *M. productum* sowie bei *Plagiosomum girardi* werden in den Sommereiern bzw. Kokons einzelne Dotterzellen zu Hüllzellen umgebildet, ohne daß sie indes imstande gewesen wären, eine vollkommene Membran zu formen (5, S. 309—314). — In der definitiven Darstellung der Entwicklung von *Zoogonus mirus* im Jahre 1905 fügt GOLDSCHMIDT seinen früheren Befunden noch die Beobachtung hinzu, daß auf einem Furchungsstadium von sechs Zellen eine Zelle sich aus dem Verband der Furchungszellen löst und nachträglich in die Bildung der Hüllmembran einbezogen wird (11, S. 627). »Am Prinzip«, sagt GOLDSCHMIDT, »wird dadurch aber nichts geändert, die Hüllmembran bleibt eine nichtembryonale Bildung« (11, S. 645).

Es ist klar, daß die beiden genannten Forscher nach der Aufklärung des eigentümlichen Vorgangs der Hüllmembranbildung geneigt waren auch das Zustandekommen der Embryonalhüllen der Cestoden und Trematoden im allgemeinen auf den gleichen Modus der aktiven Betätigung der Dotterzellen zurückzuführen. Namentlich hatte sich BRESSLAU in dieser Hinsicht bestimmt ausgesprochen. Dieser Autor weist darauf hin, daß die diesbezüglichen älteren Beobachtungen SCHAUINSLANDS an Distomeen und Bothriocephalen sehr wohl als irrtümlich ausgelegt werden können, indem die Abbildungen SCHAUINSLANDS von den Eiern des *Distomum globiporum* sowie des *Bothriocephalus latus* den Gedanken einer Entstehung der Hüllmembran aus Dotterzellen nahelegen (5, S. 315, 316). Die Entwicklung der Tánien zieht BRESSLAU nicht in Betracht, unter folgender Begründung: »Wenn ich hier von der Tánienentwicklung . . . ganz absehe, so geschieht dies deshalb, weil hier Verhältnisse vorliegen, die nicht ohne weiteres zum Vergleich herangezogen werden können. Denn da hier, speziell bei der ihrer Entwicklung nach am genauesten bekannten *T. serrata*, von Anfang an neben der Keimzelle Dotterzellen nicht vorhanden sind, kann es nicht wundernehmen, wenn die als Homologen der

Hüllmembran betrachtete »couche albuminogène« von der Keimzelle sich herleitet, genau so wie das für die den Dotterzellen entsprechende ‚cellule granuleuse‘ . . . der Fall ist« (5, S. 314). Unter Bezugnahme auf GOLDSCHMIDTS Befunde an *Zoogonus* gelangt BRESSLAU zu folgendem Schlußresultat: »Ich glaube, daß damit die Frage nach der Entstehung der Hüllmembranen entschieden ist: sie haben, wo sie auftreten, bei den Rhabdocöliiden, wie bei den Trematoden und Cestoden, nichts mit dem Embryo zu tun, sondern stellen Bildungen der Dotterzellen dar« (5, S. 317). GOLDSCHMIDT schließt sich, was die Trematoden anbetrifft, der Auffassung BRESSLAUS völlig an, allerdings mit einer auf *Zoogonus* sich beziehenden Einschränkung, daß nämlich, wenn auch die Hüllmembran zunächst nur von den Dotterzellen gebildet wird, so doch nachträglich in ihre Bildung eine Furchungszelle einbezogen wird (11, S. 645).

Der soeben zitierte Schlußsatz BRESSLAUS kann in seiner allgemeinen Fassung nicht aufrecht erhalten werden. Einmal, läßt sich die Embryonalentwicklung der Tänien, wo beide Hüllmembranen unzweifelhaft Derivate der Eizelle sind, nicht ohne weiteres aus dem zu vergleichenden Material ausschließen. Denn in der Embryogenese von *T. serrata* fehlt nicht von Anfang an eine Dotterzelle neben der Keimzelle — wie das übrigens nach dem damaligen Stand unsrer Kenntnisse anzunehmen BRESSLAU völlig berechtigt war —, und die »cellule granuleuse« VAN BENEDENS entspricht nicht nur der Dotterzelle, die sich aber von der Keimzelle durch Teilung herleiten würde, sondern sie ist eine genuine, im Dotterstock erzeugte Dotterzelle, welche sekundär erst der Eizelle angelagert wird. Nachdem wir noch dazu durch Looss einen Trematoden kennen gelernt haben, dessen Eier neben der Eizelle nur eine einzige Dotterzelle aufweisen, liegt von den Täniaden über *Syncoelium* und *Zoogonus* zu den übrigen Trematoden sowie zu Bothriocephalen in bezug auf die Konstitution des Eies eine kontinuierliche Vergleichsreihe vor, aus welcher die Täniaden auszuschließen nicht statthaft sein dürfte. — Zweitens, was die Bothriocephalen anbetrifft, auf welche BRESSLAU sich in erster Linie stützt, so bleibt es noch in hohem Grade fraglich, ob mit der Vermutung des genannten Autors, die Hüllmembran in den Eiern der Bothriocephalen stamme von den Dotterzellen ab, das Richtige getroffen worden ist. BRESSLAU bildet die Fig. 31 Taf. VII SCHAUINSLANDS ab (5, S. 316, Textfig. IIIc), welche ein Ei von *Bothriocephalus latus* im Stadium der Hüllmembranbildung darstellt, und bemerkt zu der Figur: »Ich kann mir ein überzeugenderes Bild für die Abstammung der Hüllzellen von den Dotterzellen über-

haupt nicht denken« (5, S. 315). Diese aus SCHAUINSLANDS Fig. 31 entnommene Ähnlichkeit mit dem Prozeß der Hüllbildung im Ei von *Mesostomum ehrenbergi* reicht nach BRESSLAU aus, um die Hüllmembranen der Cestoden als Produkt der Dotterzellen anzusprechen (5, S. 317). Ich glaube auf Angaben SCHAUINSLANDS, die durch Zeichnungen bekräftigt werden, hinweisen zu müssen, wonach bei verschiedenen Gattungen und Arten der Bothriocephalen die Dotterzellen im Ei bald früher, bald später einer Auflösung anheimfallen, ihre zellige Natur somit verlieren, und am Aufbau des Embryo bzw. dessen Hüllen keinen Anteil nehmen (32, S. 529, 539, 546, 553). Ich habe um so weniger Veranlassung, die sorgfältigen Beobachtungen SCHAUINSLANDS anzuzweifeln, als ich mich selbst an den Eiern von *Triaenophorus nodulosus* sicher überzeugen konnte, daß die Dotterzellen, die im jungen Ei mit aller Deutlichkeit als Zellen sich zu erkennen geben, sehr bald ihre Konturen verlieren, ihren körnigen Inhalt zu einer gemeinsamen Masse verschmelzen lassen und lediglich als Kerne (Nuclei) persistieren. Leider fehlen mir noch spätere Entwicklungsstadien, um die nunmehr höchst wahrscheinliche Annahme, die Hüllmembranen im Ei von *Triaenophorus* können nur Produkte der Keimzelle sein, auch definitiv zu beweisen.

Es dürfte nicht überflüssig sein, darauf aufmerksam zu machen, daß auch innerhalb der Trematoden die Hüllmembran in der Embryogenese keineswegs durchgreifend Bildungsprodukt der Dotterzellen ist. Ich meine die Untersuchungen W. SCHUBMANNs an *Distomum hepaticum*, welche gezeigt haben, daß die 28—30 Dotterzellen des Eies innerhalb der Eischale zerfallen und Nährmaterial für den wachsenden Embryo liefern, daß ferner vom Embryo sich mehrere Ectodermzellen ablösen und diese Zellen die Hüllmembran konstituieren, welche letztere somit embryonaler Herkunft ist (33, S. 597—602).

Während die Homologie der Hüllmembranen bei Cestoden, wie sie SCHAUINSLAND begründet hatte, aufrecht zu erhalten ist — »la couche albuminogène« der Tánien entspricht der Hüllmembran der Bothriocephalen, »la couche chitinogène« hingegen dem flimmernden oder nichtflimmernden Mantel dieser letzteren —, lassen sich die von den Dotterzellen herstammenden Hüllen der Rhabdocöliiden und des *Zoogonus mirus* nicht mit den Hüllbildungen der Cestoden homologisieren. Die embryonalen Hüllen bei Rhabdocöliiden, Trematoden und Cestoden können nicht unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammengefaßt werden, wie das BRESSLAU vermutet hatte.

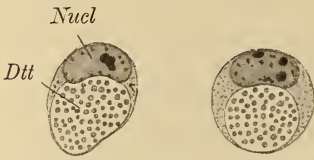
Bis jetzt habe ich die Befunde GOLDSCHMIDTS am *Zoogonus mirus*, was die Bildung der Hüllmembran anbetrifft, um den Gang der Darstellung nicht zu komplizieren, als gesicherte Tatsachen hingenommen, was ja auch übrigens meiner anfänglichen Überzeugung bei der Abfassung der vorliegenden Arbeit entspricht. Nun möchte ich mir erlauben, die Untersuchung GOLDSCHMIDTS in bezug auf einige Punkte der Embryogenese kritisch zu besprechen. Bei einer vergleichenden Betrachtung der Entwicklung von *Zoogonus* und *T. serrata* sind mir Zweifel entstanden, ob denn bei *Zoogonus* die Eischale fehlen sollte¹ und ob die zwei Dotterzellen wirklich die Eizelle umwachsen und so die Hüllmembran abgeben, welche letztere in diesem Fall trotz nachträglicher Aufnahme einer Furchungszelle im Prinzip eine nichtembryonale Bildung bleiben würde. Auf briefliche Mitteilung meiner Zweifel hatte mir Herr Dr. GOLDSCHMIDT die Gründe angeführt, warum ihm meine Vermutungen unwahrscheinlich vorkommen; im übrigen hatte Herr Dr. GOLDSCHMIDT die große Freundlichkeit gehabt, mir seine *Zoogonus*-Präparate zur Durchsicht anzubieten, wovon ich nicht versäumte Gebrauch zu machen. Auch an dieser Stelle danke ich Herrn Dr. GOLDSCHMIDT verbindlichst für seine Bereitwilligkeit. An den GOLDSCHMIDT-schen Originalpräparaten von *Zoogonus mirus* habe ich mich tatsächlich überzeugt, daß das Uterinei von einer äußerst feinen strukturlosen Schale von schwach gelblicher Farbe und scharfem Kontur umschlossen ist. Die Membran ist infolge ihrer Feinheit und ihres leichten Sich-Anschmiegens an die Elemente des Eies nicht überall zu finden, an ihrem Vorhandensein aber hege ich keinen Zweifel, und ebensowenig an der Tatsache, daß die zarte Schale ein dem Ei selbst fremdes, von Drüsen erzeugtes Produkt ist. Diese Eischale hatte GOLDSCHMIDT nicht etwa übersehen — was seine Fig. 6 und 26 auf Taf. XXXVI bzw. XXXVII beweisen —, wohl aber in unrichtiger Weise interpretiert. Daß die in Rede stehende Membran keine Fortsetzung der Dotterzelle ist, überzeugt man sich auf Bildern, welche etwa den GOLDSCHMIDT-schen Fig. 6 und 26 entsprechen, die Membran aber, wie bei GOLDSCHMIDT über das Ei herum, auch über die Dotterzellen herum, in voller Unabhängigkeit von diesen letzteren aufweisen. Freilich fehlt ja bei *Zoogonus* nach GOLDSCHMIDT die Schalendrüse im gewöhnlichen Sinne. Wir wissen aber — ich entnehme das Folgende dem Werke M. BRAUNS über die Trematoden —, daß bei *Aspidogaster* keine Schalendrüse

¹ Auch nach LOOSS und ODHNER fehlt die Eischale am *Zoogonus*-Ei (23, p. 441; 27, p. 64).

beobachtet worden ist, und daß somit nur die Annahme übrig bleibt, die, in diesem Fall vorhandene, Eischale werde von den Wänden des Anfangsteils des Uterus secerniert, welcher Vorgang nach M. BRAUN auch bei einigen andern Trematoden stattfinden soll (3, S. 757). Daß dieser Modus der Eischalenbildung bei Trematoden tatsächlich stattfindet, wurde von LOOSS an den Eiern von *Syncoelium raggazzii* nachgewiesen. Hier wird das Ei außer von einer feinen, aus der Schalendrüse stammenden Schale später im Uterus noch von einer zweiten dicken Schale umschlossen. »Die dicke gelbe Schale der Eier bildet sich aber — so schreibt LOOSS — erst viel später; sie bildet sich weiterhin ziemlich plötzlich und an einer Stelle des Uterus, wo dieser auf einer ziemlich langen Strecke äußerlich von großen, platten, protoplasma-reichen Zellen dicht bepflastert ist. Weiter nach vorn verschwinden diese Zellen wieder; ich zweifle nicht im geringsten, daß wir es hier mit einer zweiten Schalendrüse zu tun haben« (22, S. 736). Es gibt allerdings, nach einer brieflichen Mitteilung GOLDSCHMIDTS, im Uterus von *Zoogonus* keinerlei drüsige Stelle, welche die Schalendrüse vertreten könnte. Indes bleibt mir aber, nachdem ich auf prinzipielle Möglichkeit der Bildung einer Eischale bei Abwesenheit einer echten Schalendrüse oder unabhängig von derselben hingewiesen habe, nichts übrig, als an der Homologie der feinen Eischale von *Zoogonus mirus* und derjenigen anderer Trematoden- und Cestodeneier festzuhalten. — Was nun die zweite Frage der Anlagerung und eventuellen Umwachsung der Eizelle von den zwei Dotterzellen anbetrifft, so sehe ich mich zunächst veranlaßt, die von GOLDSCHMIDT gegebene Darstellung der Dotterzellen nach eigener Beobachtung zu berichtigen und zu ergänzen. Von dem unpaaren Dotterstock des *Zoogonus mirus* berichtet GOLDSCHMIDT, daß »derselbe seiner Funktion nach diesen Namen gar nicht verdient«; und weiter: »Das relativ kleine birnförmige Organ ist von einer nicht sehr großen Zahl kleiner polygonaler Zellen erfüllt, die den Dotterzellen anderer Trematoden nicht im geringsten ähneln. Vor allem fehlt ihrem gleichartigen körnigen Plasma jede Spur von Dottersubstanz« (11, S. 609). Auch entnehme ich der vorläufigen Mitteilung von GOLDSCHMIDT folgenden Passus: »LOOSS und ODHNER haben schon darauf hingewiesen, daß die kleinen polygonalen Zellen mit den chromatinreichen Kernen, die dieses Organ (= Dotterstock) zusammensetzen, keine Spur von Dottersubstanz enthalten¹. In der Tat kommt diesen Zellen, wie wir

¹ Vgl. LOOS (23, S. 441) und ODHNER (27, S. 61, 63). ODHNER nimmt dieses negative Merkmal des Dotterstocks in die Diagnose der Subfamilie Zoogoninae auf.

weiterhin sehen werden, eine ganz andre Funktion zu« (9, S. 872). Demgegenüber konstatiere ich, daß die Beschreibung GOLDSCHMIDTS



Textfig. 3.

Dotterzellen aus dem Dotterstock von *Zoogonus mirus* Lss. Dtt, Dotterkörner; Nucl, Nucleus. Vergr. 1350.

nur für junge Dotterzellen paßt. Reife, funktionsfähige Dotterzellen (Textfig. 3) sind nicht mehr polygonal, sondern rund, und enthalten neben dem großen, chromatinreichen Kern (Nucl) einen rund umschriebenen Raum, der mit unverkennbaren gelblichen Dotterkörnern reich gefüllt erscheint (Dtt).

Die Dotterzelle von *Zoogonus mirus* ist

somit vollkommen analog zusammengesetzt wie eine solche von *T. serrata*, nur daß der Dotter, nicht wie im letztgenannten Fall, zu einer einheitlichen Kugel konsolidiert erscheint, sondern in Form von sehr zahlreichen kleinen Körnern auftritt, dazu wäre noch zu erwähnen, daß die reife Dotterzelle des Dotterstocks einen größeren Reichtum an Plasma aufweist, als das sich bei *T. serrata* konstatieren läßt. Schon diese im Prinzip mit *T. serrata* übereinstimmende Beschaffenheit der Dotterzellen scheint kaum die Erwartung zu berechtigen, daß diesen Zellen »eine ganz andre Funktion« als sonst den Dotterzellen bei Trematoden und Cestoden zukommen sollte. Und in der Tat vermochte ich mich an den Originalpräparaten GOLDSCHMIDTS nicht davon zu überzeugen, daß das Dotterzellenpaar, welches jedem Ei beigegeben wird, dasselbe »umwächst«. Meiner Meinung nach legen sich die Dotterzellen an die Eizelle an, geben an diese letztere — wie bei *T. serrata* — ihren körnigen Dotter ab, und bleiben an der Eizelle so eng angeschmiegt liegen, daß sie eine, ich möchte sagen, extrem kalottenförmige Gestalt annehmen, und so den Umwachsungsprozeß vortäuschen. Warum die Dotterzelle dem Ei von *T. serrata* nur locker anliegt, bei *Zoogonus* hingegen so dicht angepreßt wird, vermag ich begreiflicherweise nicht zu sagen, es könnten dafür stärkere Affinitäten chemotaktischer Natur, oder auch vielleicht nur der mechanische Druck einer sehr eng umschließenden Schale verantwortlich gemacht werden. Zudem erscheinen die dem Ei anliegenden Dotterzellen oftmals in sehr plasmaarmem Zustand, mitunter hat man den Eindruck, daß die Kerne der Dotterzellen allein erhalten bleiben. — Wie dem auch sei, nach den mir vorliegenden Präparaten komme ich zu der Schlußfolgerung, daß die zwei Dotterzellen die Eizelle nicht umwachsen.

Falls meine Beobachtung und Auffassung in bezug auf das Verhalten der Dotterzellen im Ei von *Zoogonus mirus* durch weitere Unter-

suchung ihre Bestätigung finden sollte — der wirkliche Sachverhalt ist keineswegs leicht zu entziffern —, dann würde die Frage nach der Homologie der Embryonalhüllen bei *Zoogonus* und *T. serrata* in einem wesentlich andern Lichte, als nach GOLDSCHMIDTS Darstellung erscheinen. Die Embryonalhülle des *Zoogonus*-Eies wäre dann alleiniges Produkt der einen Furchungszelle, die sich nach GOLDSCHMIDT in der Folge in zwei Zellen teilt, die zwei Dotterzellen hingegen, vielfach wohl nur ihre überlebenden Kerne, würden nur wie bei *T. serrata* gleichsam passiv, weil sie einmal da liegen, in die Bildung der Embryonalhülle einbezogen. Diese letztere, die übrigens bei *Zoogonus* eine schwache Entwicklung aufweist, wäre alsdann ein vollständiges Homologon der »couche albuminogène« der *T. serrata* sowie der Hüllmembran der Bothriocephalen, und der von SCHAUINSLAND vertretene Standpunkt in bezug auf Homologisierung der Embryonalhüllen bei Trematoden und Cestoden würde eine neue Stütze erfahren. — Die äußere Hülle von *T. serrata* baut sich freilich aus drei Zellen auf, indes erinnere ich daran, daß bei *T. porosa* nach ED. VAN BENEDEN die äußere Hülle (»couche albuminogène«) sich bloß aus zwei Zellen konstituiert. Daß der Eizelle von *Zoogonus* zwei Dotterzellen beigegeben werden, bei *T. serrata* hingegen nur eine, beeinflußt keineswegs störend die gekennzeichneten Homologieverhältnisse; übrigens stellt das Ei von *Syncoelium ragazzii*, welches nach LOOSS nur mit einer einzigen Dotterzelle ausgestattet wird, ein Mittelglied zwischen *Zoogonus* und *T. serrata* dar.

Sicher ist die statuierte Homologie nicht auf die Rhabdocöliiden zu übertragen. Bei *Mesostomum ehrenbergi* erscheint die embryonale Hülle der Sommereier nach BRESSLAUS Untersuchung unzweifelhaft als ein Produkt der Dotterzellen, als ein echter, dem Ei von außen hinzugegebener Follikel.

Literaturverzeichnis.

1. ED. VAN BENEDEN, Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Memoire couronné par l'Académie royale de Belgique. Bruxelles 1870.
2. — Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Archives de Biologie. T. II. 1881.
3. M. BRAUN, Vermes. Abt. Ia in: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. IV. Leipzig 1879—1893.
4. — Vermes. Abt. Ib. Cestodes. Ibid. Leipzig 1894—1900.

5. E. BRESSLAU, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
6. C. DE VINCENTIIS, Sui cisticerchi oculari . . . e sulla struttura fine delle uova mature di *Tenia saginata*. Estratto dalla Rivista Internazionale Anno IV. Napoli. 1887.
7. M. DRAGO, Azione sperimentale dei succhi digerenti sull' involucre delle ove di alcune *Tenie*. Atti dell' Academia Gioenia di scienze naturali in Catania. Serie 4a. Vol. XIX.
8. R. GOLDSCHMIDT, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum* Rud. Diese Zeitschrift. Bd. LXXII. 1902.
9. — Über Bau und Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus* Lss. Centralblatt für Bakt.- und Parasitenkunde. Bd. XXXII. 1902.
10. — Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Anat. Bd. XXI. 1905.
11. — Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XXI. 1905.
12. V. HÄCKER, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.
13. L. F. HENNEGUY, Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le *Distomum hepaticum*. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences Paris. T. CXXXIV. 1902.
14. C. v. JANICKI, Über zwei neue Arten des Genus *Davainea* aus celebensischen Säugern. Archives de Parasitologie. T. VI. 1902.
15. — Studien an Säugetiercestoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. 1906.
16. — Zur Embryonalentwicklung von *Taenia serrata* Goeze. Zoolog. Anz. Bd. XXX. 1906.
17. L. KATHARINER, Über die Entwicklung von *Gyrodactylus elegans* v. Nordm. Zoolog. Jahrbücher. Supplement VII. 1904.
18. R. LEUCKART, Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Gießen 1856.
19. — Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Bd. I. Leipzig und Heidelberg 1863.
20. — Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Zweite Auflage. Bd. I. Leipzig 1879—1886.
21. A. LOOSS, Über *Amphistomum subclavatum* Rud. und seine Entwicklung. Festschrift zum 70. Geburtstage RUDOLF LEUCKARTS. Leipzig 1892.
22. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematoden-Fauna Ägyptens. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Syst. Bd. XII. 1899.
23. — Über einige Distomen der Labriden des Triester Hafens. Centralbl. f. Bakteriologie und Parasitenkunde. I. Abt. Bd. XXIX. 1901.
24. E. MATTIÉSEN, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserendrocölen. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. 1904.
25. R. MONIEZ, Sur l'embryogénie des Cestoides. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. 1877. (Oct.—Déc.)
26. — Mémoires sur les Cestodes. Travaux de l'Institut Zool. de Lille. T. III. 1881. [Diese Arbeit war mir unzugänglich.]
27. TH. ODHNER, Mitteilungen zur Kenntnis der Distomen I. Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Abt. I. Bd. XXXI. 1902.

28. A. RAILLIET, *Traité de zoologie médicale et agricole*. Paris 1895.
 29. G. SAINT-REMY, *Le développement embryonnaire dans le genre Anoplocephala*. *Archives de Parasitologie*. T. III. 1900.
 30. — *Le développement embryonnaire de Taenia serrata Goeze*. *Ibid.* T. IV. 1901.
 31. H. SCHAUMSLAND, *Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden*. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*. Bd. II. 1883.
 32. — *Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen*. *Ibid.* Bd. XIX. 1886.
 33. W. SCHUBMANN, *Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von Fasciola hepatica L. (Distomum hepaticum Retz.)*. *Zoolog. Jahrbücher*. Bd. XXI. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Abkürzungen:

- | | |
|---|--|
| <p><i>A</i>, die eine äquale Furchungszelle, später eine der Macromeren, auf weiteren Stadien eine der drei Zellen, bzw. Kerne, welche die äußere Hülle («couche albuminogène») aufbauen;</p> <p><i>a</i>, eine der differenzierten Micromeren, welche die innere Hülle («couche chitinogène») aufbauen;</p> <p><i>B</i>, die andre äquale Furchungszelle, auf späteren Stadien wie <i>A</i>;</p> <p><i>b</i>, wie <i>a</i>;</p> <p><i>C</i>, eine durch Teilung von <i>A</i> oder <i>B</i> entstandene Macromere; im weiteren Verhalten wie <i>A</i> und <i>B</i>;</p> | <p><i>c</i>, wie <i>a</i> und <i>b</i>;</p> <p><i>Dtt</i>, Dottersubstanz;</p> <p>»<i>Dtk</i>«, »Dotterkern« der Autoren;</p> <p><i>Dtz</i>, Dotterzelle;</p> <p><i>d</i>, wie <i>a</i>, <i>b</i> und <i>c</i>;</p> <p><i>Eiz</i>, Eizelle;</p> <p><i>Kopk</i>, Copulationskern;</p> <p><i>Prnc</i> ♂, ♀, männlicher bzw. weiblicher Pronucleus;</p> <p><i>Rk</i>, Richtungkörperchen;</p> <p>♂, Spermatozoon, bzw. Spermakern;</p> <p>♀, Eikern;</p> <p>1, 2, 3, 4, . . . , Micromeren.</p> |
|---|--|

Tafel XXXIV und XXXV.

Die Abbildungen sind mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates auf der Höhe des Objektisches bei ZEISS Immers. Apochr. 2,0 mm. Apert. 1,30, Komp.-Oc. 12 bzw. 18 entworfen, und bei der Reproduktion auf $\frac{3}{4}$ bzw. $\frac{1}{2}$ verkleinert worden.

Fig. 1*a, b*. Ausgewachsene Oocyten des Keimstocks. $\times 1350$.

Fig. 2. Reife Dotterzelle aus dem Dotterstock. $\times 1350$.

Fig. 3*a, b*. Oviducteier. $\times 1350$.

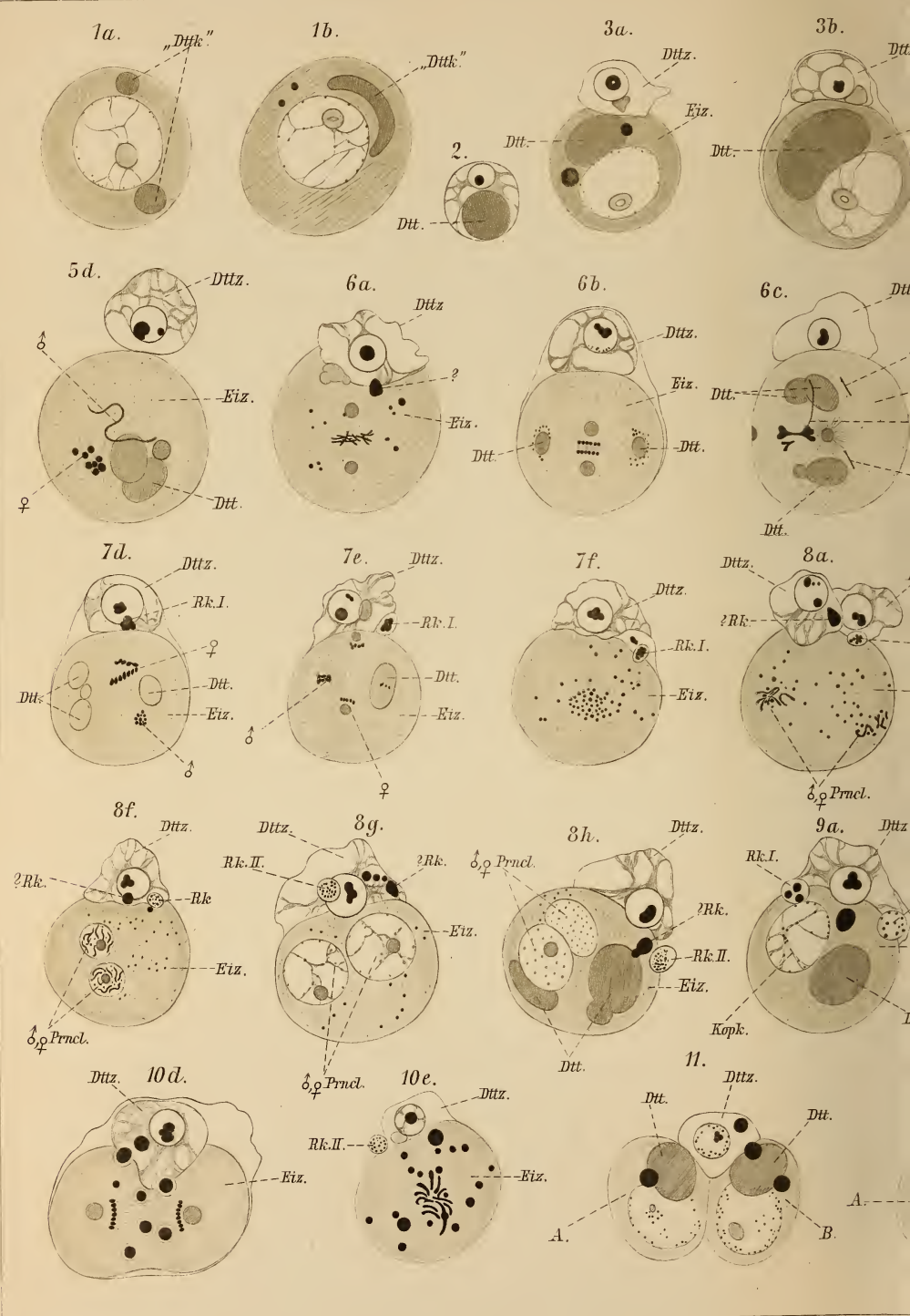
Fig. 4*a, b*. Junge Uterineier mit abnormem Verhalten der Dotterzelle. $\times 1350$.

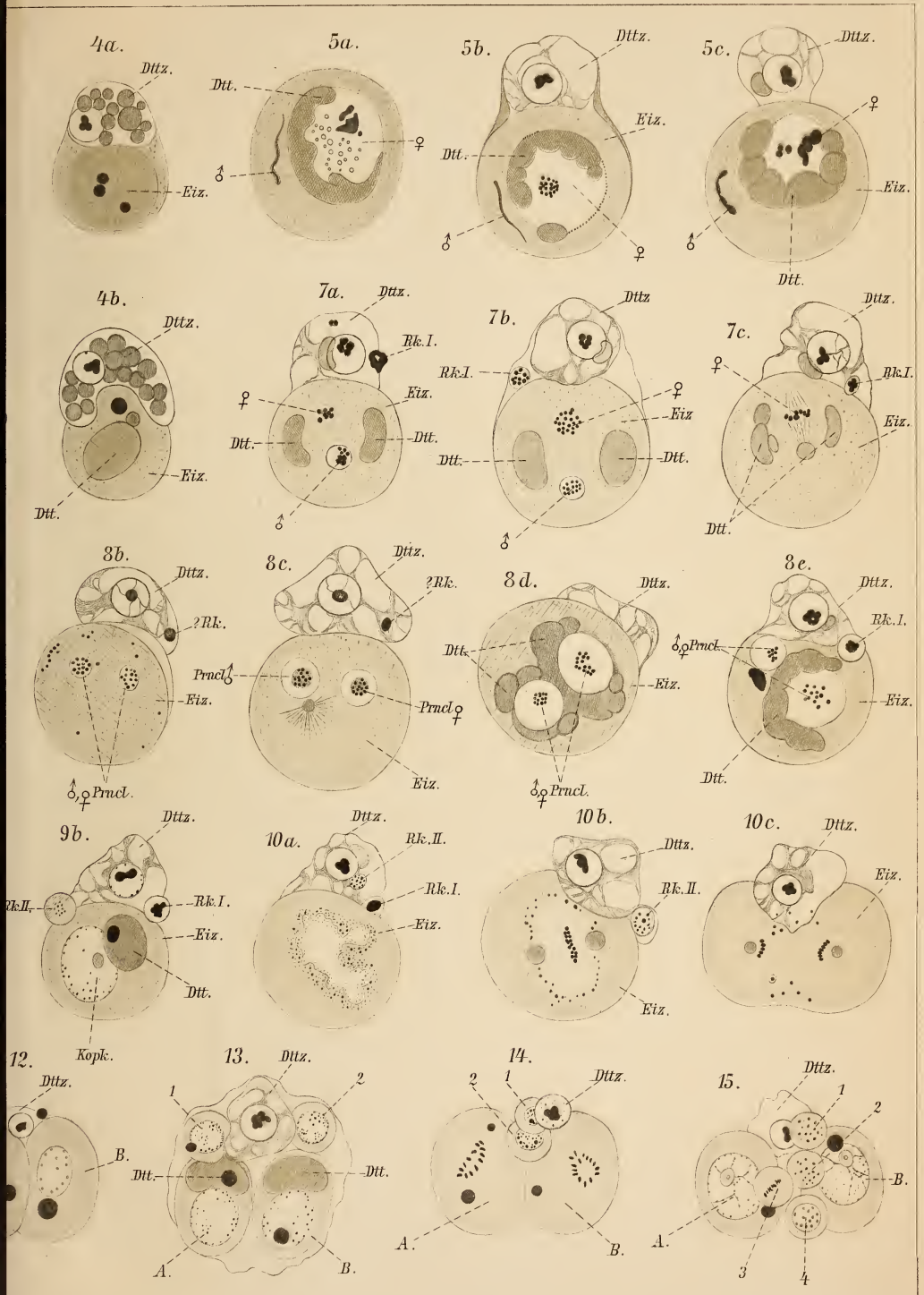
Fig. 5*a—d*. Junge Uterineier. Auflösung des Eikerns als Vorbereitung zur I. Reifungsteilung. $\times 1350$.

Fig. 6*a—c*. Junge Uterineier. I. Reifungsteilung. $\times 1350$.

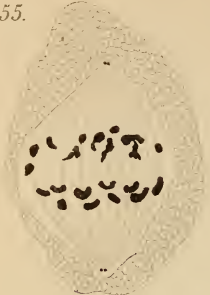
- Fig. 7 *a—f*. Junge Uterineier. II. Reifungsteilung. $\times 1350$.
Fig. 8 *a—h*. Junge Uterineier. Ausbildung des ♂ und ♀ Pronucleus. $\times 1350$.
Fig. 9 *a, b*. Junge Uterineier mit Copulationskern. $\times 1350$.
Fig. 10 *a—d*. Verlauf der ersten Furchung. $\times 1350$.
Fig. 11. Zweizellenstadium. $\times 1350$.
Fig. 12. *Teilung der zwei ersten Blastomeren. $\times 1350$.
Fig. 13. Vierzellenstadium. $\times 1350$.
Fig. 14. Teilung der zwei Macromeren. $\times 1350$.
Fig. 15 u. 16. Sechszellenstadium. $\times 1350$.
Fig. 17. Siebenzellenstadium. $\times 1350$.
Fig. 18. Bildung der dritten Macromere. $\times 1350$.
Fig. 19. Dreizehnzellenstadium. $\times 1350$.
Fig. 20. Beginn der Bildung der äußeren Hülle. Differenzierung der Micromeren. $\times 1350$.
Fig. 21. Embryo mit äußeren und inneren plasmatischen Hüllen. (Die sechs Häkchen der *Oncosphaera* sind in den Fig. 21—26 nicht eingezeichnet.) $\times 1350$.
Fig. 22 u. 23. Dasselbe, Verdichtung der inneren Hülle. $\times 1350$.
Fig. 24. Dasselbe, Beginn der Chitinschalenbildung. $\times 1350$.
Fig. 25. Dasselbe, Fortgang der Chitinschalenbildung. $\times 1350$.
Fig. 26. Reifes Ei mit fertiger Eischale. $\times 1350$.
Fig. 27 *a*. Skulptur der Eischale in der Aufsicht. $\times 2025$.
Fig. 27 *b*. Die losgelösten prismatischen Elemente der Eischale. $\times 2025$.
-

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXXXVII.

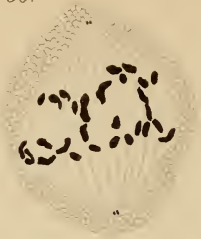




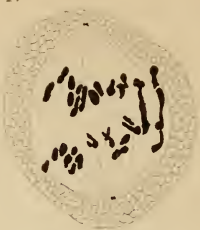
55.



56.



57.



58.



65.



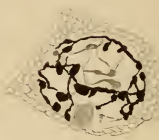
66.



67.



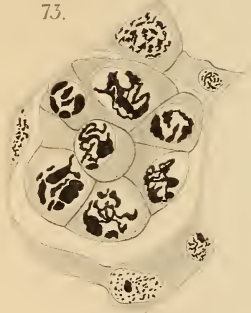
68.



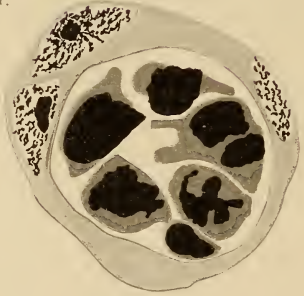
69.



73.



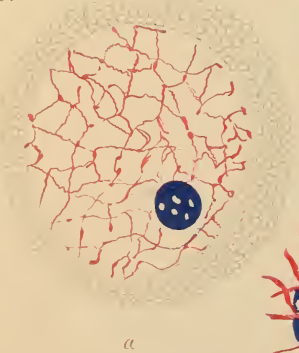
74.



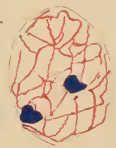
75.



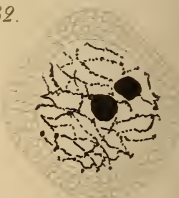
79.



80.

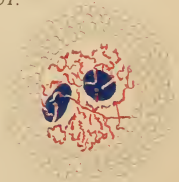


82.

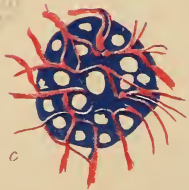


b

81.



83.



c

60.

61.

62.

63.

64.



71.

72.



77.

78.

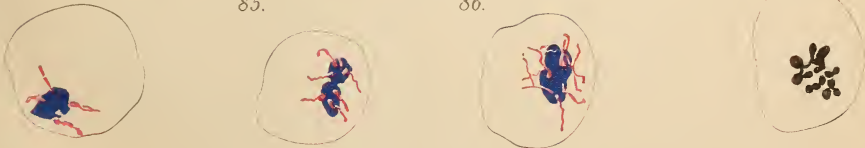


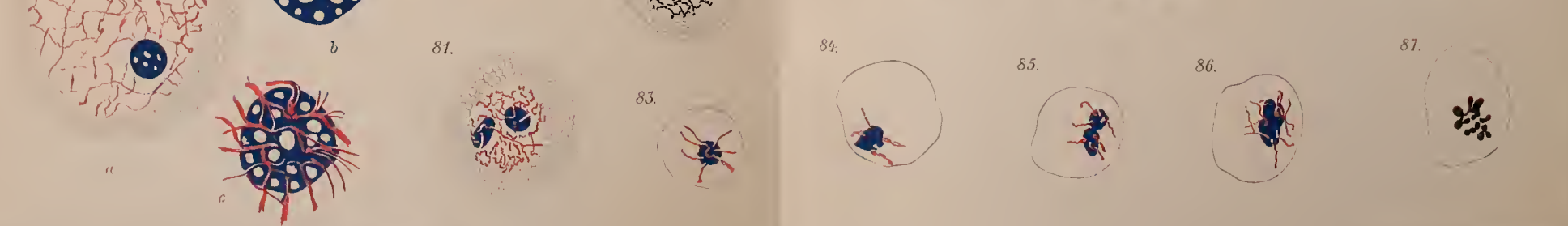
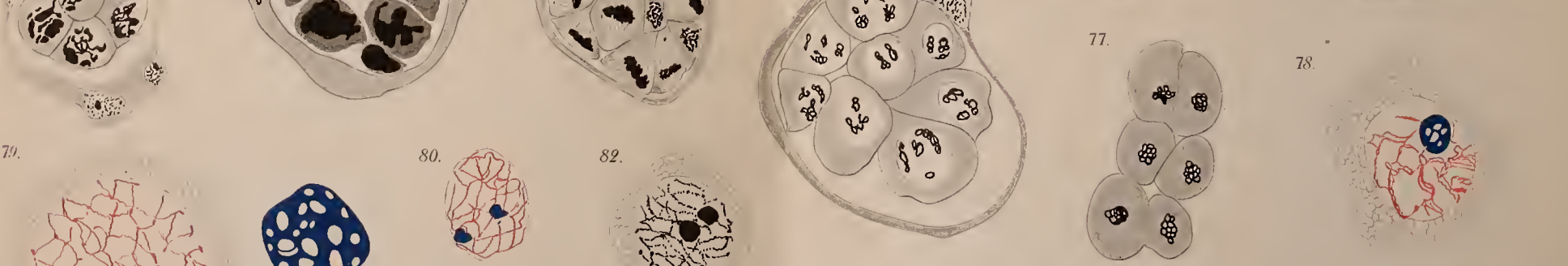
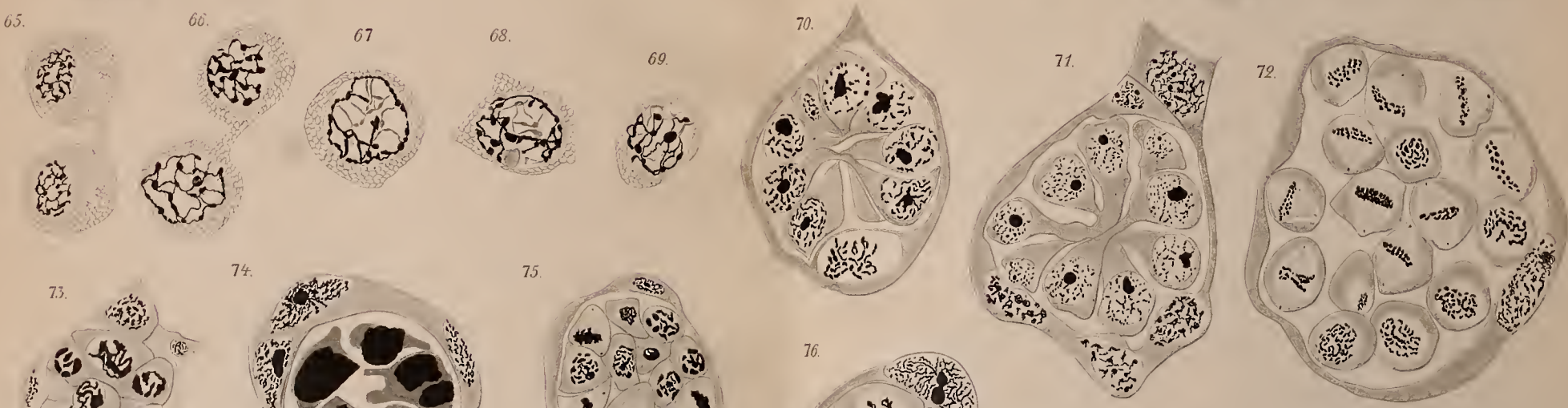
84.

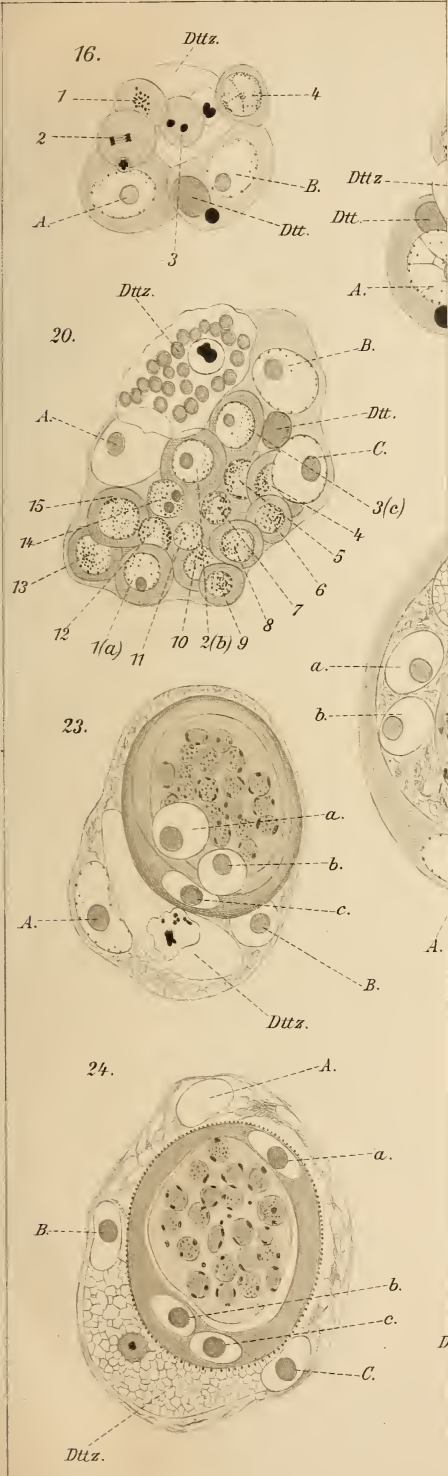
85.

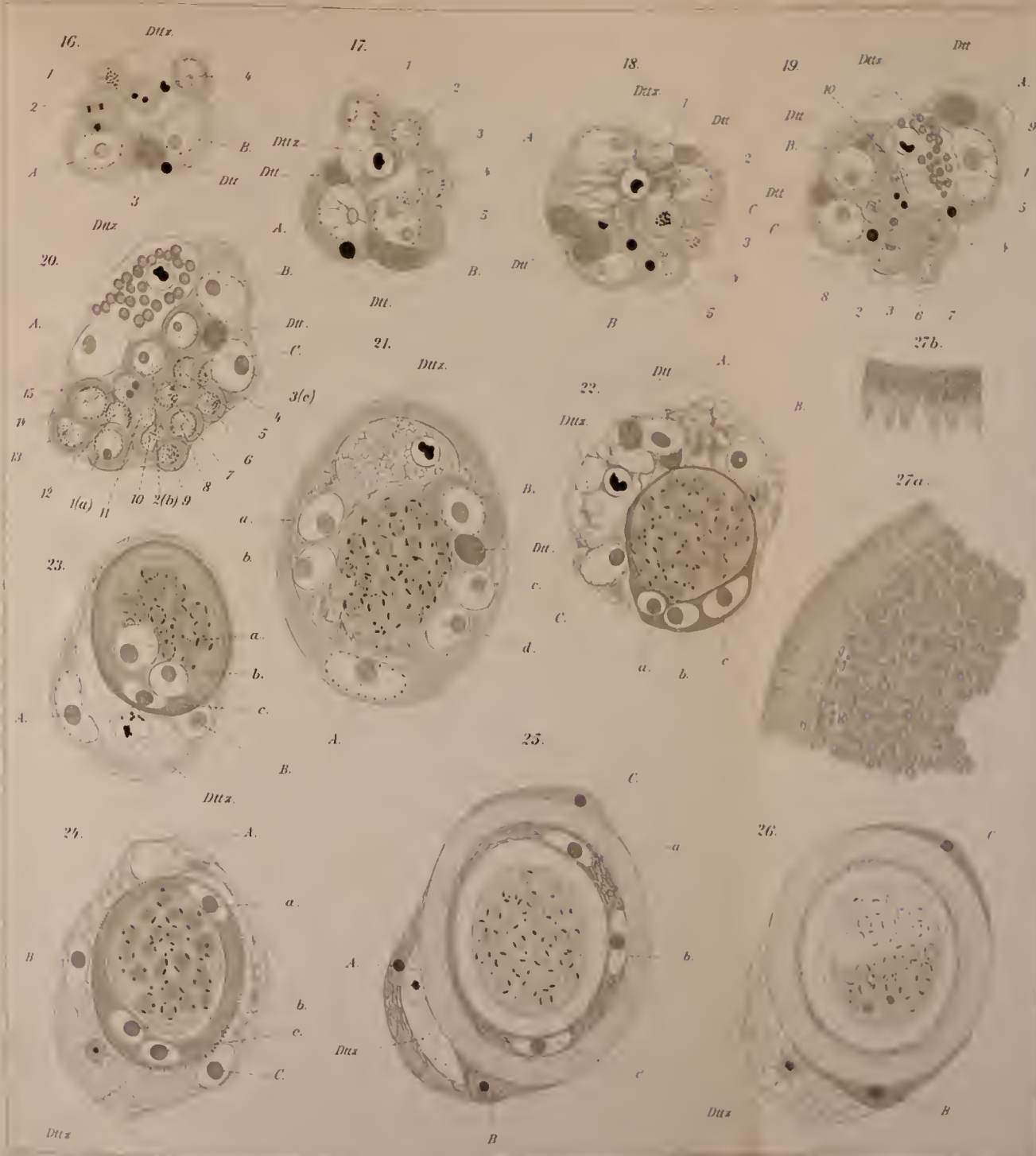
86.

87.









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [87](#)

Autor(en)/Author(s): Janicki C. (Konstanty)

Artikel/Article: [Über die Embryonalentwicklung von Taenia serrata Goeze 683-724](#)